ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 84

9

СЕНТЯБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
1999

УДК 561 : 551.782.13 : 581.9 (478.9)

© А. Г. Штефырца

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЫ БУРСУКА (РЕСПУБЛИКА МОЛДОВА) И БЛИЗКИХ ПО ВОЗРАСТУ И ТЕРРИТОРИИ ПАЛЕОФЛОРИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

A. G. STEPHYRTZA. COMPARATIVE ANALYSIS OF THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (REPUBLIC OF MOLDOVA) AND CLOSE IN AGE AND TERRITORY OF PALAEOFLORISTIC COMPLEXES

Проведен сравнительный анализ раннесарматской флоры Бурсука (по отпечаткам листьев) с близкими по возрасту и территории палеофлористическими комплексами, выявлено их сходство и различие. Указывается на уникальный тип палеофлоры Бурсука.

Ключевые слова: палеофлора, флора Бурсука.

Раннесарматская флора Бурсука — одна из немногих сарматских флор, которая имеет достаточно надежно установленный абсолютный возраст. Возраст флоры Бурсука по данным трекового метода составляет 13.6 млн. лет (Чумаков и др., 1984), а по палеомагнитному методу (Певзнер, 1986) — 13.4 млн. лет.

Флора Бурсука, исследованная по двум тысячам отпечатков (Штефырца, 1968, 1971, 1972а, б, 1973а, б, 1974, 1978, 1980, 1982, 1985, 1987а, б, 1989а, б, 1990, 1991; Negru, Stephyrtza, 1992; Negru et al., 1993, 1994; Stefârtă, 1994, 1997), является одной из самых богатых по систематическому составу сарматских флор Европы. В ее составе по остаткам листьев определено 90 видов (см. таблицу), а для 30 форм пока не установлено систематическое положение.

Флора отличается высокой эндемичностью: в ней установлено 19 новых видов и, вероятно, многие неопределенные виды также являются эндемиками. Для флоры Бурсука характерно разнообразие хвойных, а среди цветковых растений в ней наряду с видами мезофитных лесов богато представлены элементы ксерофитных растительных сообществ Средиземноморья — гарриги (*Chamaerops*; *Smilax*, близкий к *S. aspera*) и маквиса (*Pistacia*, *Pyracantha*, *Cotinus*, *Paliurus* и др.). Виды этих формаций имеют пониженную вероятность сохранения в ископаемом состоянии в силу своей экологии. Флора Бурсука является одним из немногих местонахождений, где они сохранились в значительном количестве. В то же время в ней не сохранились такие обычные для мезофитных сообществ миоценовой флоры Европы роды, как *Fagus*. Сравнение флоры Бурсука с близкими территориально и по возрасту флорами преимущественно из Восточной Европы выявляет уникальность ее состава.

Наиболее сходна с флорой Бурсука по обилию средиземноморских видов несколько более древняя позднебаденская флора Старых Гливиц из Польши (Szafer, 1961), установленная по остаткам листьев, плодов и семян. В обеих флорах присутствуют *Chamaerops*, *Mastixia* и еще 13 общих (в основном мезофильных) родов цветковых (*Parrotia*, *Liquidambar*, *Buxus*, *Castanea*, *Quercus*, *Carpinus*, *Myrica*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Acer*, *Cotinus*) и 4 рода хвойных (*Pinus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Juniperus*). Однако на более мезофильный в целом характер флоры Старых Гливиц указывает наличие в ней *Fagus* и *Cinnamomum*. Правда, отсутствие последнего во флоре Бурсука может быть обусловлено ее более молодым возрастом. Так, в Предкарпатье самые молодые находки *Cinnamomum* известны из позднего бадения, а в сармате их нет.

Систематический состав раннесарматской флоры Бурсука

Вид	Современные аналоги	Область распространения
Osmunda heeri C. Gaudin	*O. regalis* L.	Умеренные и тропические области Старого и Нового Света
Pteridium xiphoideum (Wess. et O. Web.) Stephyrtza	*P. aquilinum* (L.) Kuhn var. *caudatum* Höck	Северная Америка
Pinus taedaeformis (Ung.) Heer	*P. taeda* L.	Приатлантическая часть Северной Америки
Cephalotaxus moldavica Stephyrtza sp. nov.	*C. drupacea* Siebold et Zucc.	Центральный Китай, Япония
Sequoia abietina (Brongn.) E. Knobloch	*S. sempervirens* (Lam.) Endl.	Притихоокеанская часть Северной Америки
Taxodium dubium (Sternb.) Heer	*T. distichum* (L.) Rich. *T. mucronatum* Ten.	Юго-Восток Северной Америки, Мексика
Cupressus cf. *macrocarpa* Hartw.	*C. macrocarpa* Hartw.	Тихоокеанское побережье США
Thuja cf. *occidentalis* L.	*T. occidentalis* L.	Приатлантическая часть Северной Америки
Juniperus cf. *phoenicea* L.	*J. phoenicea* L.	Средиземноморье
Cocculus cuneiformis Stephyrtza	*C. trilobus* (Thunb.) DC.	Япония, Китай
Clematis iljinskiae Stephyrtza	*C. vitalba* L.	Южная Европа, Крым, Кавказ, Малая Азия, Северная Африка
Berberis bursukensis Stephyrtza	*B. thunbergii* DC.	Япония
Mahonia kryshtofovichii Stephyrtza	*M. nervosa* (Pursch) Nutt.	Тихоокеанская область Северной Америки
M. cf. *fortunei* (Lindl.) Fedde	*M. fortunei* (Lindl.) Fedde	Китай
Epimedium europaeum Stephyrtza	*E. pinnatum* Fisch.	Кавказ
Eucommia palaeoulmoides Baik.	*E. ulmoides* Oliv.	Китай
Parrotia pristina (Ettingsh.) Stur	*P. persica* (DC.) C. A. Mey	Талыш, Центральное Закавказье, Северный Иран
Liquidambar europaea A. Br.	*L. styraciflua* L.	Приатлантическая часть Северной Америки
Buxus protojaponica Tanai et Onoe	*B. microphylla* Siebold et Zucc.	Япония, Корея, Юго-Восточный Китай
Castanea gigas (Goepp.) Iljinskaja	*C. mollissima* Blume	Восточный и Южный Китай
Quercus moldavica Stephyrtza	*Q. libani* Oliv.	Юго-Западная Азия
Q. pseudorobur Kov.	*Q. robur* L.	Европа, Крым, Кавказ
Carpinus grandis Ung.	*C. betulus* L.	Центральная и Южная Европа
C. neilreichii Kov.	*C. orientalis* Mill.	Южная Европа, Крым, Кавказ, Малая Азия, Иран, Средиземноморье, Балканы
Ostrya kryshtofovichii Baik. ex Stephyrtza	*O. carpinifolia* Scop.	Кавказ, Средиземноморье, Малая Азия
Comptonia acutiloba Brongn.	*C. peregrina* (L.) Coult.	Приатлантическая часть Северной Америки
Myrica laevigata (Heer.) Sap.	*M. faya* Ait.	Средиземноморье
M. lignitum (Ung.) Sap.	*M. californica* Cham.	Притихоокеанская часть Северной Америки

Вид	Современные аналоги	Область распространения
Carya denticulata (O. Web.) W. Schimp.	*C. tonkinensis* Lecomte	Юго-Восточная Азия
Symplocos cf. *lanata* Krug et Urb.	*S. lanata* Krug et Urb.	Центральная Америка
Bumelia minor Ung.	*B. tenax* (L.) Willd.	Юго-восточная часть Северной Америки
Populus heliadum Ung.	*P. tremula* L.	Европа
Salix acutissima Goepp.	*S. lucida* Muchl.	Северная Америка
Sterculia cf. *labrusca* Ung.	*S. diversifolia* R. Br.	Восточная Австралия
Ulmus caprinoides Goepp.	*U. americana* L.	Северная Америка
U. quadrans Goepp.	*U. foliacea* Gilib.	Европа, Крым, Кавказ, Балканы, Малая Азия
Hemiptelea iljinskiae Kutuzk.	*H. davidii* Planch.	Китай, Корея
Zelkova zelkovifolia (Ung.) Bůžek et Kotlaba	*Z. caprinifolia* (Pall.) C. Koch	Южная часть Западного Закавказья, Карабах, Ленкорань, Иран
Celtis begonioides Goepp.	*C. australis* L.	Средиземноморье
C. japeti Ung.	*C. glabrata* Stev. ex Planch.	Крым, Кавказ, Малая Азия, Иран
Morus danastrensis Stephyrtza	*M. rubra* L.	Приатлантическая часть Северной Америки
Daphne princeps Sap. et Marion	*D. pontica* L.	Западный и Центральный Кавказ, Малая Азия
Sorbus danastrensis Stephyrtza	*S. scopulina* Greene	Северная Америка
Photinia miocenica Stephyrtza sp. nov.	*P. glabra* (Thunb.) Maxim.	Япония
Pyracantha coccinea M. Roem.	*P. coccinea* M. Roem.	Средиземноморье
Rosa bursukensis Stephyrtza	*R. foliolosa* Nutt.	Северная Америка, от Арканзаса до Техаса
R. iljinskiae Stephyrtza	*R. cathayensis* Bailey	Китай
R. petraschkevitschii Iljinskaja	*R. banksiae* R. Br.	Китай, Япония
Punica palaeogranatum Kutuzk.	*P. granatum* L.	Средиземноморье
Cercis kryshtofovichii Usn.	*C. canadensis* L.	Северная Америка
C. sp. cf. *griffithii* Boiss.	*C. griffithii* Boiss.	Средняя Азия
Ceratonia emarginata A. Br.	*C. siliqua* L.	Средиземноморье
Gleditsia allemanica Heer	*G. caspia* Desf.	Восточное Закавказье, Талыш
Genista palaeotinctoria Kutuzk. et Takht.	*G. tinctoria* L.	Европа
Podogonium knorrii Heer	—	—
Sapindus cupanioides Ettingsh.	*S. mucorossii* Gaerth.	Центральный Китай, Япония
Acer angustilobum Heer	*A. trifidum* Hook et Arn.	Китай, Корея, Япония
A. subcampestre Goepp.	*A. campestre* L.	Европа, Средиземноморье
Acer sp.	—	—
Acer sp. cf. *A. saccharinum* Marsch.	*A. saccharinum* Marsch.	Приатлантическая часть Северной Америки
Acer sp. cf. *A. saccharum* L.	*A. saccharum* L.	Восток Северной Америки
Acer sp. cf. *A. cissifolium* (Siebold et Zucc.) C. Koch.	*A. cissifolium* (Siebold et Zucc.) C. Koch	Япония
Cedrela attica (Ung.) Palamarev et Petkova	*C. tonna* Roxb., *C. ferruginea* Blume	Юго-Восточная Азия

Вид	Современные аналоги	Область распространения
C. iljinskiae Stephyrtza	*C. sinensis* Juss.	Китай
Cotinus orbiculatus (Heer) Budants.	*C. coggygria* Scop.	Средиземноморье
Pistacia miocenica Sap.	*P. terebinthus* L.	»
P. miochinensis Hu et Chaney	*P. chinensis* Bunge	Восточный Китай
Rhus pyrrhae Ung.	*R. aromatica* Ait.	Юго-восток Северной Америки
Ilex sphenophylla Ung.	*I. dipyrena* Wall	Китай
Berchemia multinervis (A. Br.) Heer	*B. scandens* (Hill.) C. Koch	Юго-восток Северной Америки
Ceanothus moldavicus Stephyrtza sp. nov.	*C. prostratus* Bentham	Запад Северной Америки
Paliurus tiliaefolius (Ung.) Bůžek	*P. spina-christi* Mill.	Средиземноморье
Vitis moldavica Stephyrtza	*V. vulpina* L.	Юго-восток Северной Америки
V. teutonica A. Br.	*V. cordifolia* Michx.	Северная Америка
Vitis sp. cf. *V. candicans* Engelm. et Gray	*V. candicans* Engelm. et Gray	Северная Америка
Ampelopsis sp. cf. *A. aconitifolia* Bunge var. *palmiloba* (Carr.) Rehd.	*A. aconitifolia* Bunge var. *palmiloba* (Carr.) Rehd.	Северный Китай
Cornus europaea Stephyrtza	*C. mas* L.	Центральная Европа, Крым, Кавказ
Swida graeffii (Heer) Stephyrtza	*S. sanguinea* (L.) Opiz	Европа, Крым, Кавказ
Mastixia microphylla Kolak.	*M. trichotoma* Blume var. *korthalsiana* (Wangerin) Dancer	Юго-Восточная Азия
Hedera sp. cf. *H. chrysocarpa* Walsh	*H. chrysocarpa* Walsh	Восточное Средиземноморье
Marsdenia takhtajanii Stephyrtza	*M. erecta* (L.) R. Br.	Юго-Восточная Азия
Periploca graeca L.	*P. graeca* L.	Кавказ
P. kryshtofovichii Kornilova	*P. sepium* Bunge	Юго-Восточная Азия
Phillyrea bursukensis Stephyrtza sp. nov.	*P. media* L.	Восточное Средиземноморье
Smilax grandifolia (Ung.) Heer	*S. exelsa* L.	Кавказ, Иран, Малая Азия, Балканский п-ов
S. hastata Sap. var. *aculeata* Stephyrtza	*S. aspera* L.	Средиземноморье
Dioscorea moldavica Stephyrtza	*L. quinqueloba* Thunb.	Япония, Корея
Phragmites oeningensis A. Br. ex Heer	*P. australis* (Cav.) Trin. ex Steud.	Космополит
Chamaerops humilis L. var. *fossilis* Kolak.	*C. humilis* L.	Западное Средиземноморье
Typha latissima A. Br.	*T. latifolia* L.	Космополит

Примечание. Виды в таблице и тексте расположены по системе А. Л. Тахтаджяна (1987).

Присутствие *Chamaerops* в Бурсуке и Старых Гливицах свидетельствует о широком распространении этого рода в раннем сармате Паратетиса. Более древние находки *Chamaerops* установлены на западе — в раннемиоценовой Альпийской части Паратетиса и в олигоцене Тетиса. Это указывает на существование в раннем сармате Паратетиса предковой формации современной средиземноморской флоры. Остальные флоры, близкие по возрасту и территориально к Бурсуку, — мезофильные.

К флоре Бурсука территориально наиболее близка раннесарматская флора Наславчи (Якубовская, 1955), расположенная на севере Молдовы примерно в 105 км от Бурсука. Общими для них являются 9 видов: *Parrotia pristina*, *Castanea gigas*, *Carpinus grandis*, *Carya denticulata*, *Zelkova zelkovifolia*, *Gleditsia allemanica*, *Podogonium knorrii*, *Acer subcampestre*, *Vitis teutonica*. В Наславче отсутствуют хвойные, разнообразно представленные в Бурсуке, а также столь характерные для Бурсука средиземноморские элементы: представители гарриги и маквиса и элементы ксерофильных кустарниковых формаций. В целом эта флора отражает состав совершенно другой мезофильной растительной формации.

С сарматскими флорами Польши — Млини 164, Млини 165, Ставиани 166 (Zastawniak, 1980), установленными по 441 отпечатку, флору Бурсука сближают 26 общих родов: *Pinus*, *Parrotia*, *Liquidambar*, *Buxus*, *Castanea*, *Quercus*, *Carya*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Hemiptelea*, *Zelkova*, *Sorbus*, *Rosa*, *Pyracantha*, *Daphne*, *Punica*, *Podogonium*, *Sapindus*, *Acer*, *Ampelopsis*, *Cedrela*, *Rhus*, *Swida*, *Phragmites*, *Typha*. Из хвойных в этих флорах встречены только *Libocedrites salicornioides* и *Pinus hampeana*. Отличает эти флоры от флоры Бурсука присутствие в них бука, малое число ксерофильных видов (кроме представителей *Libocedrites*, *Pyracantha* и *Punica*, все виды мезофильные). В этих флорах, так же как и в Бурсуке, отсутствует *Cinnamomum*. Возможно, что и в южной Польше, как и в Предкарпатье, существование этого рода закончилось в бадении.

В Предкарпатье из отложений нижнего сармата известен только небольшой комплекс из Клепаровской возвышенности (Шварева, 1983), близкий к комплексам из южной Польши, рассмотренным выше. Значительно более полно охарактеризована позднебаденская флора Предкарпатья по сборам, составляющим 819 отпечатков из 8 местонахождений (Шварева, 1983). В 2 из них обнаружено присутствие *Lauraceae*, в том числе *Cinnamomum*. Из ксерофитных элементов в ней встречены *Libocedrites salicornioides*, *Myrica* cf. *hakaefolia*, *Podogonium knorrii*.

Сарматская флора Внутреннего бассейна охарактеризована флорами Закарпатья и несколькими флорами Венгрии. Закарпатские флоры Повитруле (Ильинская, 1959) и Верхнего Водяного (Мамчур, 1994) отличаются мелколистностью, как и флора Бурсука. При этом флора Верхнего Водяного содержит *Cinnamomum* (*Daphnogene*). Во флорах Талья и Эрдобенья (Andreanszky, 1959; Givulescu, 1992b) из Венгрии ксерофитный элемент представлен разнообразными бобовыми, ксерофильными видами дубов, и для них характерно обилие мелких и узких листьев. Для всех перечисленных выше флор, так же как и для флоры Бурсука, характерно присутствие *Parrotia*.

Удаленная от Тальи на запад почти на 900 км классическая раннесарматская флора Энингена (Германия) и одновозрастные ей флоры Швейцарии охарактеризованы очень большим числом видов — свыше 400 (Heer, 1859), которые затем были частично пересмотрены R. Hantke (1954, 1965). Эти флоры имеют только 14 общих видов с флорой Бурсука: *Taxodium dubium*, *Liquidambar europaea*, *Carpinus grandis*, *Salix acutissima*, *Zelkova zelkovifolia*, *Ceratonia emarginata*, *Gleditsia allemanica*, *Podogonium knorrii*, *Acer angustilobum*, *Rhus pyrrhae*, *Berchemia multinervis*, *Phragmites oeningensis*, *Typha latissima*, *Smilax hastata* (однако последний вид во флоре Бурсука представлен разновидностью *S. hastata* var. *aculeata*). Общих родов — 23. Флора Бурсука существенно отличается от этих флор отсутствием лавровых (*Laurus*, *Persea*, *Benzoin*, *Sassafras*, *Cinnamomum*).

К югу от Молдовы — в Румынии — известны раннесарматские флоры Аушеу, Бород, Дайя-Сакадат, Дева, Феляк, Фициш, Лункшоара, Ракша (Givulescu, 1992a),

насчитывающие 73 рода с 115 видами. С флорой Бурсука они имеют 26 общих родов (*Pinus*, *Taxodium*, *Sequoia*, *Mahonia*, *Liquidambar*, *Castanea*, *Quercus*, *Carpinus*, *Myrica*, *Carya*, *Bumelia*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Daphne*, *Rosa*, *Cercis*, *Gleditsia*, *Sapindus*, *Acer*, *Pistacia*, *Rhus*, *Vitis*, *Phragmites*, *Smilax*) и 12 общих видов (*Pinus taedaeformis*, *Sequoia abietina*, *Taxodium dubium*, *Liquidambar europaea*, *Castanea gigas*, *Myrica laevigata*, *M. lignitum*, *Bumelia minor*, *Zelkova zelkovifolia*, *Ceratonia emarginata*, *Acer angustilobum*, *Phragmites oeningensis*). Кроме того, они содержат еще 6 видов, современные аналоги которых распространены в средиземноморской области (*Tetraclinis articulata*, *T. brongniartii*, *Nerium bielzi*, *Pistacia fontanesia*, *Quercus* cf. *coccinea*, *Smilax sagittifera*). В отличие от флоры Бурсука данные флоры более богаты хвойными — 19 видов, и при этом даже общие роды представлены другими видами, чем во флоре Бурсука. На большую термофильность этих флор по сравнению с флорой Бурсука указывает присутствие в них экзотических родов: *Ocotea*, *Laurus*, *Laurophyllum*, *Daphnogene*, *Engelhardia*, *Castanopsis*, *Andromeda*, *Nerium*. В целом это более мезофильные флоры со многими крупнолистными формами. Существенным отличием этой флоры от флоры Бурсука и всех ранее рассмотренных флор является отсутствие в ней *Parrotia*.

Несколько большее число общих видов и родов флора Бурсука обнаруживает с раннесарматской флорой Болгарии (Паламарев, Петкова, 1987). Они имеют 15 общих видов (*Eucommia palaeoulmoides*, *Carpinus grandis*, *Comptonia acutiloba*, *Myrica lignitum*, *M. laevigata*, *Carya denticulata*, *Zelkova zelkovifolia*, *Bumelia minor*, *Cedrela attica*, *Cotinus orbiculatus*, *Berchemia multinervis*, *Swida graeffii*, *Periploca graeca*, *Smilax hastata* var. *aculeata*, *Phragmites oeningensis*) и 30 общих родов (*Pinus*, *Berberis*, *Eucommia*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Quercus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Myrica*, *Comptonia*, *Carya*, *Salix*, *Populus*, *Symplocos*, *Bumelia*, *Daphne*, *Gleditsia*, *Cedrela*, *Cotinus*, *Sapindus*, *Acer*, *Cornus*, *Ilex*, *Berchemia*, *Paliurus*, *Vitis*, *Periploca*, *Smilax*, *Phragmites*). Однако в целом эта флора почти не содержит элементов ксерофитных сообществ и значительно обогащена представителями *Magnoliaceae*, *Lauraceae* и экзотическими *Castanopsis*, *Lithocarpus* и *Engelhardia*, что еще более отличает ее от флоры Бурсука. Примечательно, что и в этой флоре отсутствуют *Parrotia* и *Liquidambar*, характерные для флоры Бурсука.

Вне Карпато-Балканской области одновозрастные флоры, обнаруживающие значительную близость с флорой Бурсука, известны из Северного Приазовья. Из них раннесарматская флора Амвросиевки (Криштофович, Байковская, 1951; Пименова, 1954) после проведенных критических обработок содержит 54 рода и 74 вида. Флора Бурсука имеет 13 общих видов с флорой Амвросиевки (*Parrotia pristina*, *Castanea gigas*, *Carpinus grandis*, *Quercus pseudorobur*, *Myrica lignitum*, *Carya denticulata*, *Ulmus carpinoides*, *Zelkova zelkovifolia*, *Gleditsia allemanica*, *Acer subcampestre*, *Cotinus orbiculatus*, *Vitis teutonica*, *Phragmites oeningensis*) и 21 общий род (*Epimedium*, *Parrotia*, *Castanea*, *Quercus*, *Carpinus*, *Myrica*, *Carya*, *Bumelia*, *Populus*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Daphne*, *Sorbus*, *Rosa*, *Gleditsia*, *Acer*, *Cotinus*, *Rhus*, *Vitis*, *Cornus*, *Phragmites*). Во флоре Амвросиевки имеются единичные *Crataegus*, *Cassia* и *Cotinus*, которые могли входить в ксерофитные кустарниковые формации. Однако в целом эта флора типично мезофильная (с Fagus), почти лишенная вечнозеленых элементов и хвойных, и отражает лишь часть растительных формаций, представленных во флоре Бурсука.

Большую систематическую общность с флорой Бурсука обнаруживает несколько более древняя флора Крынки (Криштофович, 1931; Криштофович, Байковская, 1965), описанная из верхов конкского горизонта по более значительным сборам, чем флора Амвросиевки. Их объединяют 37 общих родов (*Pinus*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Berberis*, *Eucommia*, *Parrotia*, *Liquidambar*, *Buxus*, *Castanea*, *Quercus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Myrica*, *Carya*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis*, *Daphne*, *Photinia*, *Pyracantha*, *Rosa*, *Cercis*, *Gleditsia*, *Genista*, *Sapindus*, *Acer*, *Pistacia*, *Rhus*, *Ilex*, *Paliurus*, *Vitis*, *Cornus*, *Smilax*, *Phragmites*, *Typha*) и 19 видов (*Sequoia abietina*, *Taxodium dubium*, *Eucommia palaeoulmoides*, *Parrotia pristina*, *Castanea gigas*, *Quercus pseudorobur*, *Carpinus grandis*, *Ostrya kryshtofovichii*, *Carya denticulata*, *Ulmus carpi-*

noides, *Zelkova zelkovifolia*, *Pyracantha coccinea*, *Cercis kryshtofovichii*, *Sapindus cupanioides*, *Acer subcampestre*, *Pistacia miocenica*, *Smilax grandifolia*, *Phragmites oeningensis*, *Typha latissima*). Данные флоры существенно различаются отсутствием бука во флоре Бурсука и присутствием в ней значительного числа средиземноморских видов (число последних во флоре Крынки незначительно). Большее число общих видов и родов с флорой Крынки по сравнению с флорой Амвросиевки, возможно, обусловлено значительно бóльшим количеством материала по флоре Крынки по сравнению с последней. Кроме того, флора Крынки в отличие от флор Амвросиевки и Бурсука характеризуется значительно бóльшим размером листьев общих видов, что свидетельствует о значительно более мезофитных условиях существования этой флоры. Все это позволяет заключить, что Северное Приазовье и Днестровско-Прутское междуречье принадлежит к разным флористическим районам среднего миоцена.

Флоры Украины, близкие по возрасту к флорам Амвросиевки и Крынки (Коваль, 1955; Тесленко, 1957, 1959), охарактеризованы небольшими списками и немногочисленными иллюстрациями. Они сходны по составу и облику с флорой Амвросиевки.

В целом во флоре раннего сармата на обширной территории, окружавшей Сарматское море и Карпатскую часть Паратетиса, были широко распространены *Osmunda heeri*, *Ginkgo adiantoides*, *Sequoia abietina*, *Taxodium dubium*, *Glyptostrobus europaea*, *Libocedrites salicornioides*, виды родов *Magnolia*, *Cinnamomum* (*Daphnogene*), *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Eucommia palaeoulmoides*, *Parrotia pristina*, *Liquidambar europaea*, виды *Buxus*, *Castanea gigas*, виды *Fagus*, *Quercus*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Comptonia*, *Myrica*, *Carya denticulata*, *Pterocarya paradisiaca*, виды *Symplocos*, *Bumelia*, *Populus*, *Zelkova zelkovifolia*, *Celtis japeti*, виды *Pyracantha*, *Rosa*, *Gleditsia*, *Sophora*, *Podogonium knorrii*, виды *Sapindus*, *Alangium* (*Butneriophyllum*) *aegopodifolium*, *Acer subcampestre*, *A. tricuspidatum*, *A. integerrimum*, виды родов *Cedrela*, *Cotinus*, *Rhus*, *Pistacia*, *Vitis*, *Ampelopsis*, *Cornus*, *Swida*, *Smilax*. Из перечисленных таксонов не обнаружены во флоре Бурсука *Ginkgo adiantoides*, *Glyptostrobus europaea*, *Libocedrites salicornioides*, *Magnolia*, *Cinnamomum*, *Cercidiphyllum*, *Platanus*, *Fagus*, *Alnus*, *Betula*, *Pterocarya*, *Sophora*, *Alangium*, *Acer integerrimum* и *A. tricuspidatum*, что объясняется в основном ее экологической особенностью — почти полным отсутствием элементов долинных лесов, а также географическим положением. Значительная часть таксонов ограничена в своем распространении Карпато-Балканской частью рассматриваемой территории и отсутствует в Северном Приазовье — это *Ginkgo adiantoides*, *Libocedrites salicornioides*, *Comptonia*, *Platanus*, *Symplocos*, *Acer tricuspidatum*, *Cedrela*, *Ampelopsis*. В целом флора Северного Приазовья несомненно более умеренная (определение в ней *Sassafras ferrettianum* (Криштофович, Байковская, 1965 : 74, табл. 18, фиг. 5) — ошибочно; этот образец является конечным листочком *Acer compositifolium*) и существовала в заметно более влажном климате, чем флора Карпато-Балканской области. Последняя в раннем сармате также не была однородной по систематическому составу.

Флоры внешней Карпатской дуги, где расположены раннесарматские флоры юга Польши, Предкарпатья и Молдовы, были лишены *Cinnamomum* (*Daphnogene*), который обнаружен во Внутреннем бассейне — в Закарпатье, Венгрии и Румынии, и южнее его — в Болгарии. В то же время во флорах Румынии отсутствуют *Parrotia* и *Liquidambar*, а Болгарии — *Parrotia*, характерные для всей остальной рассматриваемой территории. Многие из видов, характерных для флоры Молдовы и Южной Польши, не обнаружены в Бурсуке, что, вероятно, связано со спецификой экологического типа флоры — отсутствуют в основном виды долинных и других влажных местообитаний (*Ginkgo adiantoides*, *Glyptostrobus europaea*, *Platanus*, *Cercidiphyllum*, *Alnus*, *Betula*, *Ulmus pyramidalis*, *Fagus*, *Pterocarya paradisiaca*, *Alangium* (*Buettneriophyllum*), *Acer tricuspidatum*, *A. integerrimum*). И только в бурсукской сарматской флоре встречены *Chamaerops* и *Mastixia*.

В целом флора Бурсука уникальна высоким содержанием ксерофильных видов при очень богатом составе мезофильных форм. Она свидетельствует о существовании средиземноморской растительной формации на западном побережье Сарматского

моря. Однако находка в понте Абхазии *Chamaerops* указывает на то, что граница этой формации несколько южнее простиралась вплоть до Кавказа и существовала там и несколько позднее.

Таким образом, большое таксономическое разнообразие, флористическо-ценотические особенности и точно датированный возраст позволяют рассматривать флору Бурсука в качестве эталонной флоры для раннего сармата Восточного Паратетиса.

Автор выражает глубокую благодарность И. А. Ильинской за помощь в работе над материалом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ильинская И. А. Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 5. С. 604—616.

Коваль Я. М. О новом местонахождении третичной флоры Северного Приазовья // Зап. Геол. фак. Харьков. гос. ун-та. 1955. Т. 61. № 12. С. 93—96.

Криштофович А. Н. Сарматская флора с р. Крынки // Тр. Гл. геол.-развед. управления ВСНХ СССР. М.; Л., 1931. Вып. 98. С. 1—27.

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматские растения из Амвросиевки в Донецком бассейне // Памяти акад. А. Д. Архангельского. М., 1951. С. 184—212. (Вопросы литологии и стратиграфии СССР; Вып. 98).

Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Сарматская флора Крынки. Л., 1965. 123 с.

Мамчур А. П. Раннесарматская флора Верхнего Водяного в Закарпатье // Палеонтол. сб. Львов, 1994. № 30. С. 24—32.

Паламарев Е. Х., Петкова А. С. Фосилите на България. VIII. 1. Сарматската макрофлора. Sofia, 1987. 181 с.

Певзнер М. А. Стратиграфия среднего миоцена—плиоцена юга Европы: Автореф. дис. ... д-ра геол.-минер. наук. М., 1986. 48 с.

Пименова Н. В. Сарматская флора Амвросиевки. Киев, 1954. 96 с.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Тесленко Ю. В. Неогеновая флора реки Грузской Еланчик // ДАН СССР. 1957. Т. 116. № 6. С. 1012—1014.

Тесленко Ю. В. Материалы к изучению миоценовой флоры Северного Приазовья // Бот. журн. 1959. Т. 44. № 1. С. 64—68.

Чумаков И. С., Ганзей С. С. и др. Геохронология сармата Восточного Паратетиса // ДАН СССР. 1984. Т. 276. № 5. С. 1189—1193.

Шварева Н. Я. Миоценовая флора Предкарпатья. Львов, 1983. 156 с.

Штефырца А. Г. Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии // Материалы науч. конф. по итогам исслед. работ за 1967 год. Кишинев, 1968. С. 50—53.

Штефырца А. Г. Новые виды родов *Morus*, *Berberis* и *Mahonia* из миоцена Молдавии // Палеонтол. журн. 1971. № 2. С. 90—98.

Штефырца А. Г. Хвойные, самшит и пальма миоценовой флоры Бурсука в Молдавии // Бот. журн. 1972а. Т. 57. № 4. С. 458—468.

Штефырца А. Г. Миоценовая флора с. Бурсук в Молдавии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972б. 22 с.

Штефырца А. Г. Новые виды родов *Epimedium* и *Vitis* из миоцена Молдавии // Палеонтол. журн. 1973а. № 1. С. 118—122.

Штефырца А. Г. Систематический состав и экологические особенности миоценовой флоры Бурсука (Молдавии) по результатам исследования листьев и палеокарпологии // ДАН СССР. 1973б. Т. 209. № 2. С. 447—450.

Штефырца А. Г. Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев, 1974. 154 с.

Штефырца А. Г. Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука // Тез. докл. VI делегат. съезда ВБО. Л., 1978. С. 366—367.

Штефырца А. Г. Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии // Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев, 1980. С. 100—102.

Штефырца А. Г. Представители родов *Pyracantha*, *Pistacia*, *Berchemia* и *Paliurus* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавии) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 9. С. 1221—1227.

Штефырца А. Г. Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавии) // Бот. журн. 1985. Т. 70. № 5. С. 677—781.

Штефырца А. Г. Материалы к раннесарматской флоре Бурсука // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата. 1987а. С. 99.

Штефырца А. Г. Дополнение к раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1987б. Т. 72. № 9. С. 1193—1201.

Штефырца А. Г. Раннесарматская флора Бурсука, степень ее изученности и характерные особенности (по результатам исследования отпечатков листьев) // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. наук. Кишинев, 1989а. № 1. С. 17—19.

Штефырца А. Г. Представители родов *Myrica*, *Carya*, *Punica* и *Periploca* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1989б. Т. 74. № 11. С. 1552—1558.

Штефырца А. Г. Семейства *Fagaceae* и *Aquifoliaceae* раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1442—1449.

Штефырца А. Г. Роды *Cedrela* (*Meliaceae*) и *Sapindus* (*Sapindaceae*) раннесарматской флоры Бурсука (Молдова) // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 9. С. 1273—1279.

Якубовская Т. А. Сарматская флора Молдавской ССР // Тр. БИН АН СССР. 1955. Сер. 1. Вып. 11. С. 7—104.

Andreanszky G. Die flora der sarmatischen Stufe in Ungarn. Budapest, 1959. 330 S.

Givulescu R. Considerations on the sarmatian floras of Transylvania. Rom. // J. Paleontol. 1992a. Vol. 75. P. 7—87.

Givulescu R. Enige Betrachtungen uber Flora, Vegetation und Klima des unteren Sarmats von Erdobenye (Ungarn) // Feddes Repert. 1992b. Bd 103. H. 7-8. S. 567—572.

Hantke R. Die fossile Flora der obermiozanen Oehninger-Fundstelle Schrotzburg // Denkschr. Schweiz. Naturw. Gesellsch. 1954. Bd 80. Adh. 2. S. 27—118.

Hantke R. Die fossilen Eichen Ahorne aus der Molasse der Schweiz und Oehningen (Süd-Baden). Zürich, 1965. 140 S.

Heer O. Flora tertiaria Helvetiae. Winterthur, 1859. Vol. 3. 337 S.

Negru A. G., Stephyrtza A. G. On the early sarmatian flora of Bursuc (Republic of Moldova) // Congresul national de biologie «Emil Racovita». 1. Iaşi. Chişinău, 1992. P. 38—39.

Negru A. G., Ştefârţă A. G., Cantemir V. Elemente floristice noi pentru sarmaţianul inferior a R. Moldova // Congresul XVIII al Academiei Româno-Americane de Ştiinţe şi Arte. Chişinău, 1993. P. 125.

Negru A. G., Ştefârţă A. G., Cantemir V. Etaloane paleofloristice miocen-pliocenice din Nord-Vestul bazinului Mării Negre // Conferinţa ştiinţifică a botaniştilor. Ocrotirea, reproducerea şi utilizarea plantelor. Chişinău, 1994. P. 29.

Ştefârţă A. G. Flora sarmaţianului inferior şi mediu din Republica Moldova // Congresul I al botaniştilor din Republica Moldova. Chişinău, 1994. P. 32—34.

Ştefârţă Ana. Flora miocenă din interfluviul Nistru-Prut // Referat pentru obţinerea titlului ştiinţific de doctor habilitat în ştinţe biologice în baza lucrărilor publicate. Chişinău, 1997. 54 p.

Szafer W. Miocenska flora ze Starych Gliwic na Slasku // Prace Inst. Geol. 1961. Bd 33. 203 p.

Zastawniak E. Sarmation leaf flora from the southern margin of the Holz Gross Mts. (South Poland) // Prace Muzeum Ziemi. 1980. Z. 33. P. 39—101.

Институт ботаники АН Республики Молдова
Кишинев

Получено 2 VI 1998

SUMMARY

The neighbourhood of the Bursuk village (Republic of Moldova) is one of the richest locations of fossil plants in the Eastern Europe. The systematic composition of the early Sarmatian flora of Bursuk is given (the name of the species, the extant analogs and the area). A comparative analysis of the given flora (studied by the imprints of the leaves) and palaeofloristic complexes of similar age in Moldova, Poland, Bulgaria, Romania, Hungary, Germany, Ukraine, Subcarpathia, Transcarpathia was made. The unique type of Bursuk palaeoflora is pointed out.

УДК 581.821 : 582.734

© L. I. Lotova, A. C. Timonin

ANATOMY OF CORTEX AND SECONDARY PHLOEM IN *ROSACEAE*. 5. *KERRIEAE* AND *CERCOCARPEAE* (*ROSOIDEAE*)

Л. И. ЛОТОВА, А. К. ТИМОНИН. АНАТОМИЯ ПЕРВИЧНОЙ И ВТОРИЧНОЙ КОРЫ *ROSACEAE*. 5. *KERRIEAE* И *CERCOCARPEAE* (*ROSOIDEAE*)

Cortex and phloem anatomy are described in all the genera of Takhtajan's (1987) *Kerrieae* (*Kerria*, *Neviusia*, *Rhodotypos*) and in one (*Cercocarpus*) of the two genera of his *Cercocarpeae*. The *Kerrieae* genera share many characters of cortex and phloem. However, the specificity of *Rhodotypos* is likely to be enough for separating in from the *Kerria—Neviusia* assemblage. *Rhodotypos* remotely resembles *Cercocarpus*. Indeed, *Cercocarpus* markedly differs from both *Kerria—Neviusia* assemblage and *Rhodotypos*.

Key words: cortex, secondary phloem, *Rosaceae*, *Rosoideae*.

Taxonomy of both tribes (*Kerrieae* and *Cercocarpeae*) is contestable. W. Focko (1894) recognized *Kerrieae* of 3 genera (*Rhodotypos*, *Kerria*, *Neviusia*) and *Cercocarpeae* of 5 genera (*Cercocarpus*, *Adenostoma*, *Coleogyne*, *Purshia*, *Chamaebatia*). A. Takhtajan (1987) and G. Hegi (1995) adhered to Focko's version of the *Kerrieae*. However, C. Kalkman (1988) and Takhtajan (1997) considered *Rhodotypos* a member of the tribe of itself, the *Rhodotypeae*, and G. Schulze-Menz (1964) moved *Coleogyne* from the *Cercocarpeae* into the *Kerrieae*.

The Focko's *Cercocarpeae* was diversely restricted. Schulze-Menz (1964) abolished the tribe entirely placing *Chamaebatia*, *Purshia*, *Cercocarpus* in *Dryadeae*, *Coleogyne* in *Kerrieae*, and *Adenostoma* in *Adenostomeae*, respectively. Kalkman (1988) and Hegi (1995) restricted the tribe to 3 genera, *Cercocarpus*, *Coleogyne*, and *Potaninia*. Takhtajan recognized 2 genera (*Cercocarpus* and *Coleogyne*) (Takhtajan, 1987) or only one genus (*Cercocarpus*) (Takhtajan, 1997) to be members of the tribe *Cercocarpeae*.

Importantly, the bark anatomy is unlikely to have been used for testing the taxonomy of the tribes. It might have never been thoroughly investigated. That is why we examined anatomically the cortex and phloem in *Kerria japonica* DC., *Rhodotypos kerrioides* Sieb. et Zucc., *R. scandens* (Thunb.) Makino, *Neviusia alabamensis* A. Gray, and *Cercocarpus parvifolius* Nutt. ex Hook. et Arnold which represent all the genera of Takhtajan's (1987) *Kerrieae* and his (Takhtajan, 1997) *Cercocarpeae*, respectively.

Material and methods

One- to two-year-old stems and bark of perennial branch and trunk were sampled from living shrubs grown in Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences, Moscow (*Kerria*, *Rhodotypos kerrioides*), in Arboretum «Белые ночи», Sochi, Russia (*Kerria*, *Rhodotypos kerrioides*), in Arboretum of Central Republic Botanical Garden of Ukraine, Kiev (*Rhodotypos scandens*, *Neviusia*, *Cercocarpus*). All the samples were fixed with 70 % (v/v) ethanol and sectioned with the hand razor. The sections were treated with either phloroglycinol and hydrochloric acid or 5 % alcoholic iodine. Thereafter, the sections were embedded in glycerol and examined with light microscope. Measurements were taken directly from the slides with calibrated ocular micrometer. Drawings were prepared using the camera lucida technique.

Results

Tribe *Kerrieae*

Kerria japonica

Deciduous shrub with biennial erect shoots up to 2.0—2.5 m tall (proto-hemicryptophyte by Raunkiaer, 1907).

Annual stem is glabrous (fig. 1, *A*). One-layered epidermis has very thick outer cell walls. Subepidermal lamellar collenchyma (fig. 1, *A*) usually consists of 1 discontinuous cell layer. Under the collenchyma, there is 7—9-layered chlorenchyma (fig. 1, *A*) of thick-walled, roundish or angular cells. Few idioblasts with calcium oxalate druses are scattered among the chlorenchyma cells. Rather large intercellular spaces or even lacunal occur in the cortex.

One-layered endodermis consists of transparent or brown cells (fig. 1, *A*, *D*).

There is 1- to 2-layered discontinuous parenchymal pericycle under the endodermis (fig. 1, *A*, *D*). Some of its cells divide tangentially (fig. 1, *D*), but the phellogen does not appear.

Thick-walled protophloem fibres (fig. 1, *D*) are in 1—3-layered tangential clusters. Their walls unlignify or hardly lignify. Diverse sclereids with thick lignifying pitted walls laterally adjoin the clusters (fig. 1, *A*). The protophloem fibres are the only hard elements of annual phloem (fig. 1, *A*). Sieve tube members are about 10 μm in width, each associated with a strand of 1—3 companion cells. Sieve plates are simple or compound of 2—4 sieve areas. The axial parenchyma is crystalliferous and mixed.

All the rays are primary, 2—6-seriate.

Biennial branch is still protected with epidermis underlied by the 1-layered angular collenchyma (fig. 1, *C*).

The structure of the parenchymal cortex is the same (fig. 1, *C*) but the cortex widens to 0.14—0.15 mm. One-layered endodermis of transparent or brown cells is clearly visible. The discontinuous parenchymal pericycle under the endodermis is 2- to 3(4)-layered.

There are no phellogen in the branch.

The protophloem fibres are clustered on the outer bundle edges (fig. 1, *C*). Groups of variable thick-walled lignifying sclereids adjoin the protophloem fibre clusters from the inside (fig. 1, *C*).

All other phloem is soft. It is 0.10—0.18 mm thick, the conducting one is 0.04—0.05 mm. The sieve tube members (fig. 1, *B*) are 10—11 × 200—400 μm, accompanied with a strand of 1—3 companion cells. The sieve plates are simple (oblique or transverse) or compound of 2—4 sieve areas.

Axial parenchyma (fig. 1, *B*) consists of storage and crystalliferous cells. The former are 1.5—2 times as long as wide; the latter are nearly square in longitudinal section and contain a calcium oxalate druse. The crystalliferous cells are assembled in 5—10-celled strands or combined as smaller groups with storage cells in a mixed strand.

The nonconducting phloem is similar but the sieve tubes are slightly deformed and axial parenchyma is stretched.

All the rays are primary. They are straight, homogeneous, 2—6-seriate and extremely high (> 1.5 mm). Some of them rarely aggregate. The ray cells are mostly starch-storing but a few cells with a calcium oxalate rhombohedron, polyhedron or even a druse occur, too.

Rhodotypos kerrioides, R. scandens

Deciduous shrubs with erect long-living branches up to 3 m tall.

Annual stem. One-layered epidermis whose cells have evenly thickened walls is a protective tissue of a young stem (fig. 2, *C*). It bears very thick cuticle on its surface (fig. 2, *C*).

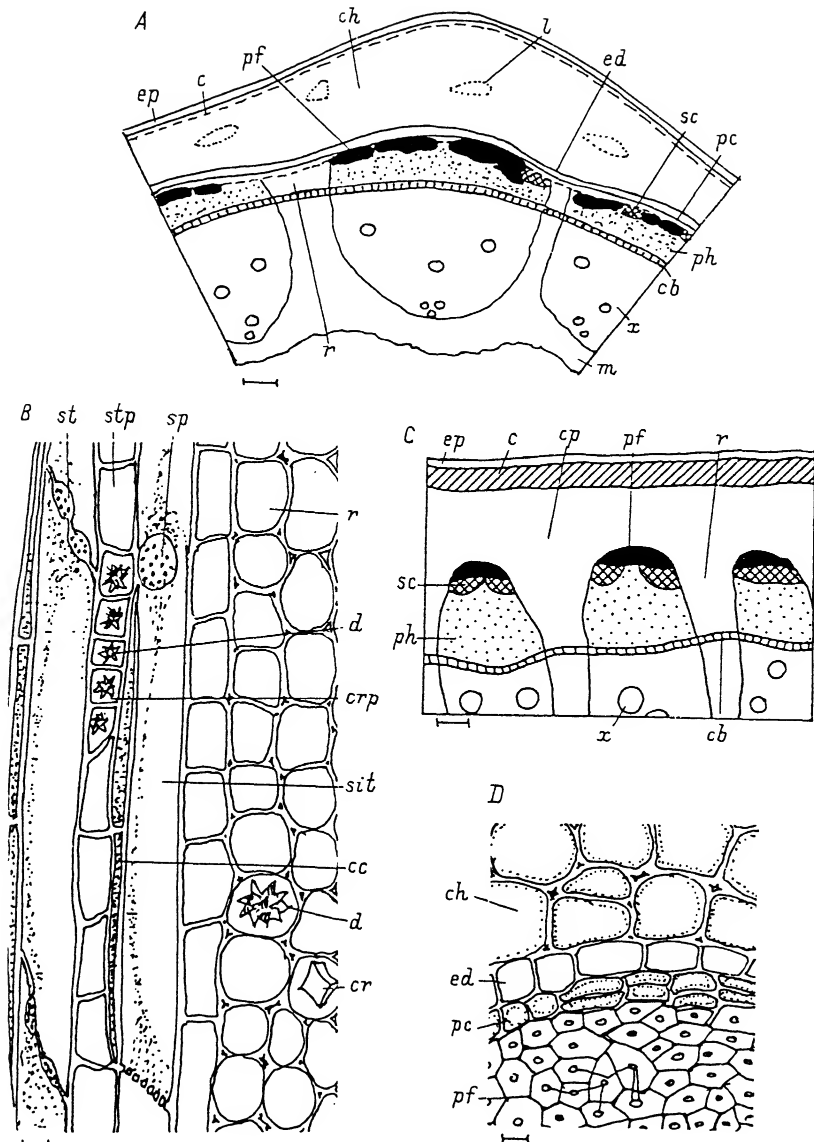


Fig. 1. *Kerria japonica.*

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — secondary phloem, longitudinal section; *C* — scheme of the biennial stem, transverse section; *D* — inner cortex of annual stem, transverse section. *c* — collenchyma, *cb* — cambium, *cc* — companion cell, *ch* — chlorenchyma, *cp* — cortical parenchyma, *cr* — calcium oxalate crystal, *crp* — axial crystalliferous parenchyma, *d* — calcium oxalate druse, *ed* — endodermis, *ep* — epidermis, *l* — lacuna, *m* — medulla, *pc* — pericycle, *pf* — protophloem fibres, *ph* — phloem, *r* — ray, *sc* — sclerenids, *sit* — sieve tube, *sp* — sieve plate, *stp* — axial storage parenchyma, *x* — xylem. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B*, *D* — 0.01 mm.

Subepidermal 2- to 3-layered collenchyma of angular type merges inwards into 4—6-layered cortical parenchyma (fig. 2, *A*, *C*). There are numerous idioblasts with 25—27 μm calcium oxalate druse in the cortical parenchyma in *R. kerrioides*. In *R. scandens*, the crystalliferous idioblasts are lacking.

The innermost cortical layer is a clearly visible endodermis (fig. 2, *A*) storing starch. There are no pericycle in the stem.

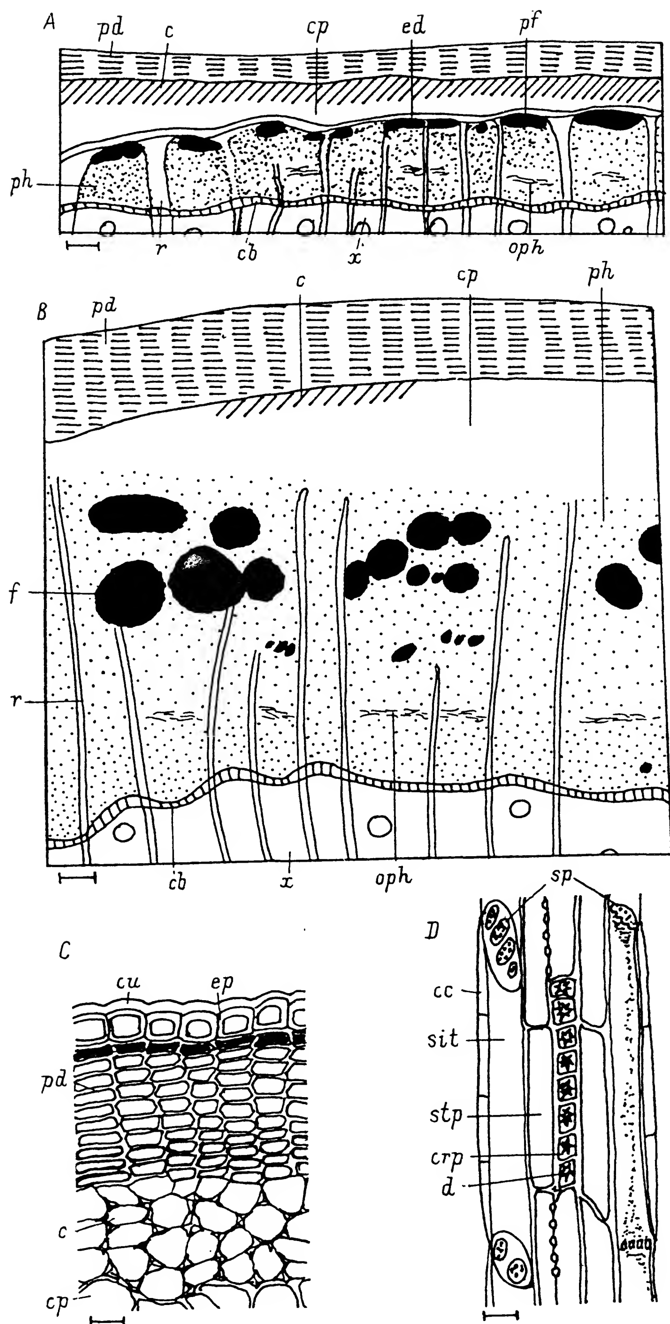


Fig. 2. *Rhodotypos kerrioides.*

A — scheme of the annual stem, transverse section; *B* — scheme of the perennial stem, transverse section; *C* — outer cortex and periderm, transverse section; *D* — secondary phloem, longitudinal section. *cu* — cuticle, *f* — secondary phloem fibres, *oph* — obliterated compressed phloem, *pd* — periderm; other signs see fig. 1. Bar: *A, B* — 0.1 mm; *C, D* — 0.01 mm.

2—4-layered clusters of protophloem fibres occur under the endodermis (fig. 2, *A*). The inner phloem is 0.25—0.30 mm thick. It consists only of soft elements (fig. 2, *A*). The sieve tube members are about 7 µm wide; the sieve plates are simple or compound of 2 to 3 sieve areas. The simple sieve plates outnumber a lot the compound ones in *R. scandens*. Each sieve tube member associates with a strand of companion cells. Axial parenchyma is homogeneous. Tangential layers of obliterated phloem occur somewhere in the secondary phloem (fig. 2, *A*).

The rays are homogeneous, 1—3-seriate.

The first phellogen originates from subepidermal cells and produces periderm (fig. 2, *A*, *C*) by the end of the growing season. The brownish phelloderm consists of 3 to 4 layers of thick-walled cells. The 8—10-layered (in *R. kerrioides*) and 5—8-layered (in *R. scandens*) phellem consists of uniform thin-walled transparent cells.

Perennial branch is covered by multilayered periderm (fig. 2, *B*). The phellem cells are uniform, thin-walled and slightly flattened.

The cortex remains and widens (fig. 2, *B*) due to proliferation of its tissues. There are rather small pieces of collenchyma under the periderm. Bulky parenchyma is a principal constituent of the cortex. Many cortical cells contain calcium oxalate druse in *R. kerrioides*.

The endodermis is indistinguishable. That is why there are no distinct boundary between the cortex and the phloem.

The phloem is 0.40—0.50 mm thick. It differentiates into conducting and nonconducting zones whose interface is obscure. The inner conducting phloem is only 0.12—0.17 mm thick. It consists of soft elements (fig. 2, *B*). The sieve tube members are about 8 µm wide and 100 µm long; the sieve plates are simple or compound of 2—7 sieve areas, with narrow sieve pores (fig. 2, *D*) in *R. kerrioides* and mostly simple in *R. scandens*. Each sieve tube member associates with a 3- to 4-celled strand of the companion cells. There are tangential layers of obliterated sieve tubes between the conducting and nonconducting phloem (fig. 2, *B*).

Axial parenchyma consists of storage cell strands and of mixed strands of storage and crystalliferous cells. The storage cells are elongated; their walls are often nodular (fig. 2, *D*). The crystalliferous cells are nearly square in longitudinal section and contain 5 to 6 µm calcium oxalate druse (fig. 2, *D*). In *R. kerrioides*, there are large clusters of brown cells of the axial parenchyma.

There are lots of fibres in large clusters in the outer nonconducting phloem (fig. 2, *B*). The fibres are scanty in the inner conducting phloem.

The rays are homogeneous or nearly homogeneous, 1—3-seriate, 14- to 15-celled in height. They do not dilate. The majority of the ray cells contains starch. Some of them contain 8—20 µm calcium oxalate druse in *R. kerrioides*.

Neviusia alabamensis

Erect deciduous shrub with long-lived branches.

Annual stem is quadrangularly round in cross section and sparsely pubescent with 1- to 2-celled trichomes (fig. 3, *A*) whose thick non-lignifying walls are finely papillose through all but the base of a trichome. The epidermis is one-layered and covered with thick cuticle (fig. 3, *B*). The outer epidermal cell walls are thick.

The lamellar or angular 2-layered collenchyma is under the epidermis (fig. 3, *A*, *B*). Both the epidermal and the collenchymal cells contain brown matter.

Under the collenchyma there is 3—8-layered cortical parenchyma (fig. 3, *A*, *B*) of rather large thick-walled cells. Their pitted walls lignify in the early summer. Some cortical cells contain a 10—14 µm calcium oxalate druse.

The innermost layer of the cortex is the endodermis of thin-walled cells (fig. 3, *A*, *B*) with brown contents.

1—3-layered parenchymal pericycle is under the endodermis (fig. 3, *A*). It slightly proliferates and produces the first phellogen. The latter forms the 10—12-layered periderm by the middle of the growing season (fig. 3, *B*). The protophloem fibres are clustered like

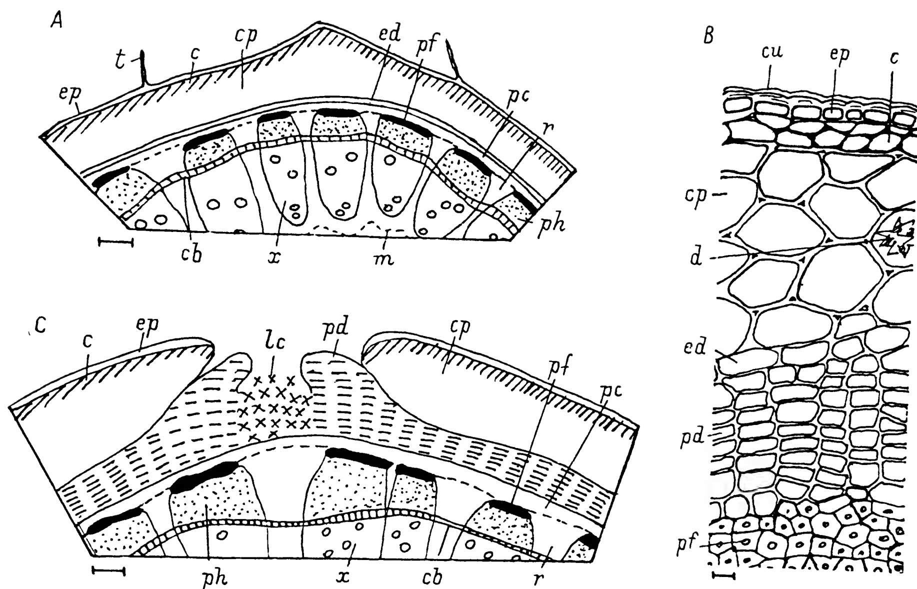


Fig. 3. *Neviusia alabamensis.*

A — scheme of the annual stem, *B* — cortex, *C* — scheme of the perennial stem (*A*—*C* — transverse sections). *lc* — lenticel, *t* — trichome; other signs see figs. 1, 2. Bar: *A*, *C* — 0.1 mm; *B* — 0.01 mm.

the «caps» over vascular bundles (fig. 3, *A*, *B*). There are no other hard phloem elements in the annual branch (fig. 3, *A*). The soft phloem is 0.06 to 0.10 mm thick. All phloem is conducting. The sieve tube members are 8—9 × 70—80 µm, associated with a strand of a few companion cells. Simple sieve plates outnumber the compound ones which consist of up to 5 sieve areas. Axial parenchyma is homogeneous, starch-storing. The dilation of the phloem is diffuse.

The primary rays are 4—9-seriate (fig. 3, *A*). A few secondary rays are uniseriate.

Perennial branch (3 year old). The anatomy of the perennial branch is very similar to that of the annual one. The epidermis and the cortex are mostly preserved (fig. 3, *C*) though the periderm thickens. The parenchymal pericycle slightly thickens, too.

The clustered protophloem fibres are still the only hard elements of the phloem (fig. 3, *C*). The soft phloem is 0.80—0.90 mm thick, the conducting phloem is hardly distinguishable from the nonconducting one. The sieve tube members are 8—9 × 70—80 µm, each associated with a strand of a few companion cells. The sieve plates are usually simple, but compound ones of 2—5 sieve areas do occur. Axial parenchyma is homogeneous. It stores brown substance in the outer phloem.

The rays are homogeneous. The primary 4—9-seriate rays are > 1 mm in height. The secondary uniseriate rays are 7—15-celled in height.

Cercocarpus parvifolius

Erect deciduous shrub with long-lived branches up to 8 m tall or shrubby tree.

Annual stem is densely pubescent with unicellular subulate lignifying trichomes (fig. 4, *A*). The epidermis is one-layered and covered with thin cuticle (fig. 4, *B*). The outer walls of the epidermal cells are extremely thick. There is 1- to 2-layered thin-walled hypodermis under the epidermis (fig. 4, *A*, *B*). The subhypodermal 5—7-layered collenchyma is angular at first (fig. 4, *B*). Then, it changes into the lamellar one. All the collenchymal cells contain chloroplasts. There are idioblasts with a calcium oxalate druse or a calcium oxalate crystal of other from (fig. 4, *B*) in the collenchyma.

Under the collenchyma there is 4- to 5-layered cortical parenchyma (fig. 4, *A*, *D*) which some cells contain a calcium oxalate druse. The starch-storing endodermis is

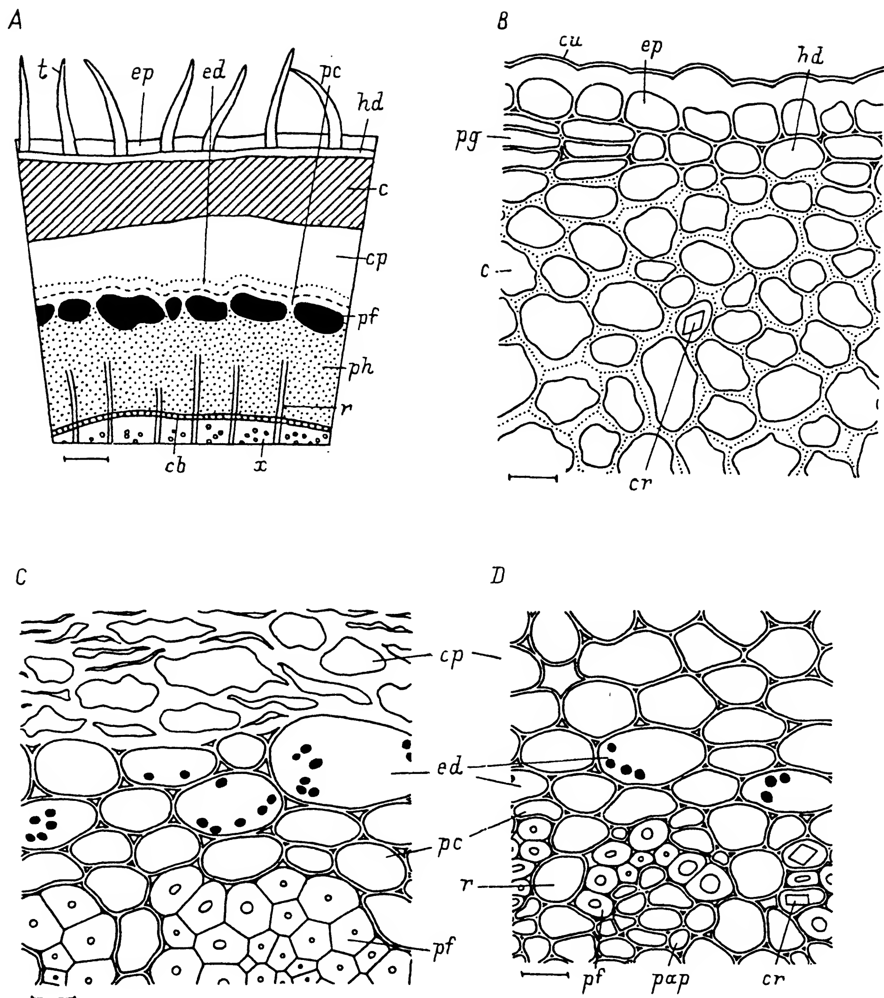


Fig. 4. *Cercocarpus parvifolius* annual stem, transverse sections.

A — scheme, *B* — outer cortex, *C* — inner cortex and outer stele in thickened stem, *D* — inner cortex and outer stele in thin stem. *hd* — hypodermis, *pap* — axial phloem parenchyma, *pg* — phellogen, other signs see figs. 1—3. Bar: *A* — 0.1 mm; *B—D* — 0.01 mm.

1-layered, discontinuous (fig. 4, *A*, *D*). The continuous parenchymal pericycle is 1(2)-layered (fig. 4, *A*, *D*). At first, both the endodermis and the pericycle are hardly distinguishable from the cortical parenchyma (fig. 4, *D*).

The first phellogen arises from the hypodermis and produces the phellem of uniform transparent thin-walled cells.

Clusters of protophloem fibres constitute nearly continuous ring 6—8 fibres thick (fig. 4, *A*, *D*). Sparse pits are seen in the fibre walls. There are thin-walled lignifying parenchymal cells with a calcium oxalate crystal among the fibres (fig. 4, *D*). There are no other hard phloem elements in the annual branch (fig. 4, *A*). The soft phloem is 0.06 to 0.07 mm thick. The sieve tubes are 4—8 μm in width. The sieve tube members associate with a strand of 1 to 2 companion cells. The sieve plates are simple, transverse or oblique. Axial parenchyma is fairly homogeneous. Varying pieces of obliterated phloem develop very early.

The primary 1- to 2-seriate rays disappear in the outer half of the phloem zone (fig. 4, *A*).

As the annual branch thickens, the periderm replaces the epidermis. Outer cell layers of the multilayered phellem gradually slough off.

The collenchyma becomes lamellar; solitary thin-walled lignifying fibres appear in the collenchyma. The cortical parenchyma obliterates up to 3 parenchymal cell layers adjoining the protophloem fibres (fig. 4, *C*). Those are the endodermis and pericycle combined, because by this time the two cannot be distinguished. Some starch occurs in some cells of each layer. The protophloem clusters depart slightly from one another due to parenchyma dilation. The phloem width increases to 0.19—0.23 mm; the conducting phloem is about 0.05 mm wide. It consists only of soft elements. The sieve tubes are 4—8 μm in width. The sieve tube members associate with a strand of 1 to 2 companion cells. The sieve plates are simple, transverse or oblique.

Axial parenchyma is homogeneous. The rays are uniseriate and 2- to 3-seriate, straight.

Nearly continuous 2—4-layered ring of secondary phloem fibres marks the inner boundary of the nonconducting phloem. Very thin layer of obliterated soft phloem adjoins in from the inside. The ring of small dispersed clusters of the secondary phloem fibres is in the middle of the nonconducting phloem zone. There are numerous radial masses of obliterated phloem in between the fibre rings. The axial parenchyma is mostly storage though there are no starch there, yet. A few strands of crystalliferous cells with calcium oxalate prism and lignifying walls neighbour the fibre clusters.

The rays are quite visible; they undulate and slightly dilate.

The phloem in between the second ring of the secondary phloem fibres and the protophloem fibre clusters consists of bulky parenchyma dilating diffusely and scanty obliterated phloem. The rays are invisible.

Perennial branch is protected with multilayered, small-scaly phellem. The multilayered zones of brown cells alternate with those of transparent cells in the phellem. The phelloderm is 1-layered.

The cells of the 6—8-layered lamellar colenchyma are very stretched tangentially. There are 5 to 6 layers of the cortical parenchyma under the collenchyma which proliferate and store starch. Neither the endodermis nor the pericycle can be recognized in the cortex.

The boundary between the cortex and the phloem disappears because of phloem parenchyma proliferation and lateral shifting of the protophloem clusters. The phloem is 0.32—0.39 mm thick, the conducting one is 0.03 mm. The sieve tube members are tangentially flattened, 10—11 × 6—7 μm in width. A strand of (1)2 companion cells accompanies each sieve tube member. The sieve plates are simple, oblique.

Axial parenchyma is homogeneous. The rays are straight, 2(3)-seriate.

In nonconducting phloem, the sieve tubes and companion cells die off to become a bulky obliterated phloem in between the more or less continuous rings of secondary phloem fibres. The parenchyma differentiates into storage and crystalliferous ones. The former proliferates, especially outside the outer secondary phloem fibres' ring. The latter adjoins the secondary phloem fibres' clusters; its cells contain a calcium oxalate prism.

The rays undulate and slightly dilate in the inner nonconducting phloem and dissapear outside the outer ring of the secondary phloem fibres.

Trunk is covered with scaly rhytidome resulted from successive periderms that arise inwards the cortex and outer phloem. First the cortex, then the outer phloem gradually slough off with shedding of the outer rhytidome scales. So, the innermost trunk periderm adjoins the nonconducting phloem (fig. 5, *A*). The tissue in between periderms consists of brown dead parenchyma cells and dispersed secondary phloem fibres, lots of which are tangentially re-arranged. Strand(s) of crystalliferous cells acompany(ies) the fibres (fig. 5, *B*). Multilayered phellem consists of alternating zones of roundish and tangentially flattened cells; slightly lignifying phelloids are scattered there (fig. 5, *C*).

The total phloem is extremely wide, about 2.0—2.1 mm. The conducting phloem, however, does not exceed 0.03 mm in width. It consists only of soft elements (fig. 5, *A*, 6, *A*). The sieve tube members are tangentially flattened, 10—11 × 6—7 μm wide and 97—105 μm long. A strand of 2 to 3 companion cells associates with each sieve tube member (fig. 6, *B*, *C*). The sieve plates are simple, oblique (fig. 6, *C*, *D*). Axial parenchyma is homogeneous (fig. 6, *B*).

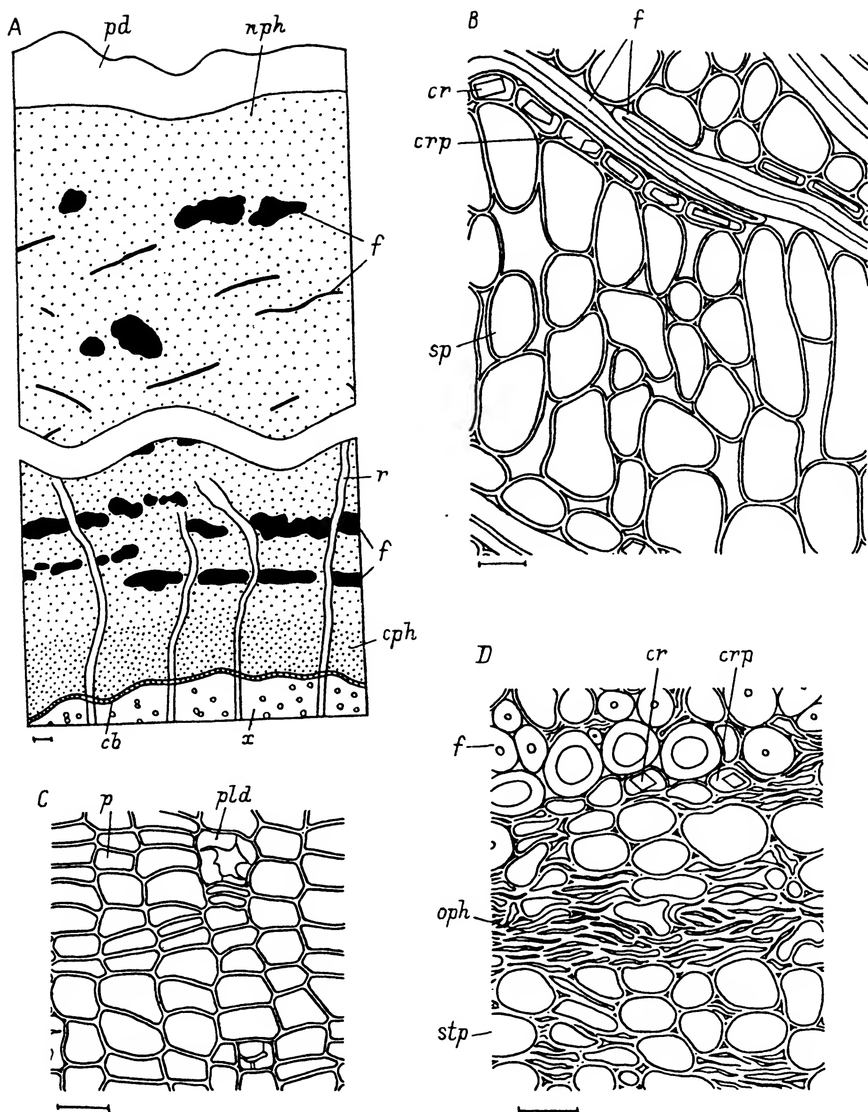


Fig. 5. *Cercocarpus parvifolius* trunk, transverse sections.

A — scheme, *B* — the outermost nonconducting phloem, *C* — phellem, *D* — inner nonconducting phloem. *cph* — conducting phloem, *nph* — nonconducting phloem, *p* — phellem, *pld* — phelloid; other signs see figs. 1—3. Bar: *A* — 0.1 mm; *B—D* — 0.01 mm.

The rays are nearly heterogeneous (fig. 6, *C*). 2-seriate rays considerably outnumber uniseriate ones; a few rays are partly 3-seriate (fig. 6, *C*). The 2-seriate rays are 14—35 cells in hight, with high uniseriate wedges; the uniseriate rays are 5—7(12) cells in height.

The inner ~ 40 % of nonconducting phloem consist of more or less complete rings of secondary phloem fibres which alternate with the soft phloem (fig. 5, *A*). The sieve tubes and the companion cells die off (fig. 6, *A*) to form bulky mass of the fully compressed tissue (fig. 5, *D*) where no cells usually distinguishable. Axial parenchyma differentiates into storage and crystalliferous parenchyma. Rather scanty crystalliferous one acompanies the secondary phloem fibres' clusters (fig. 5, *D*). Its cells contain a calcium oxalate prism (fig. 5, *D*, 6, *C*, *D*). The storage parenchyma slightly proliferates and stores little starch (fig. 5, *D*, 6, *C*, *D*).

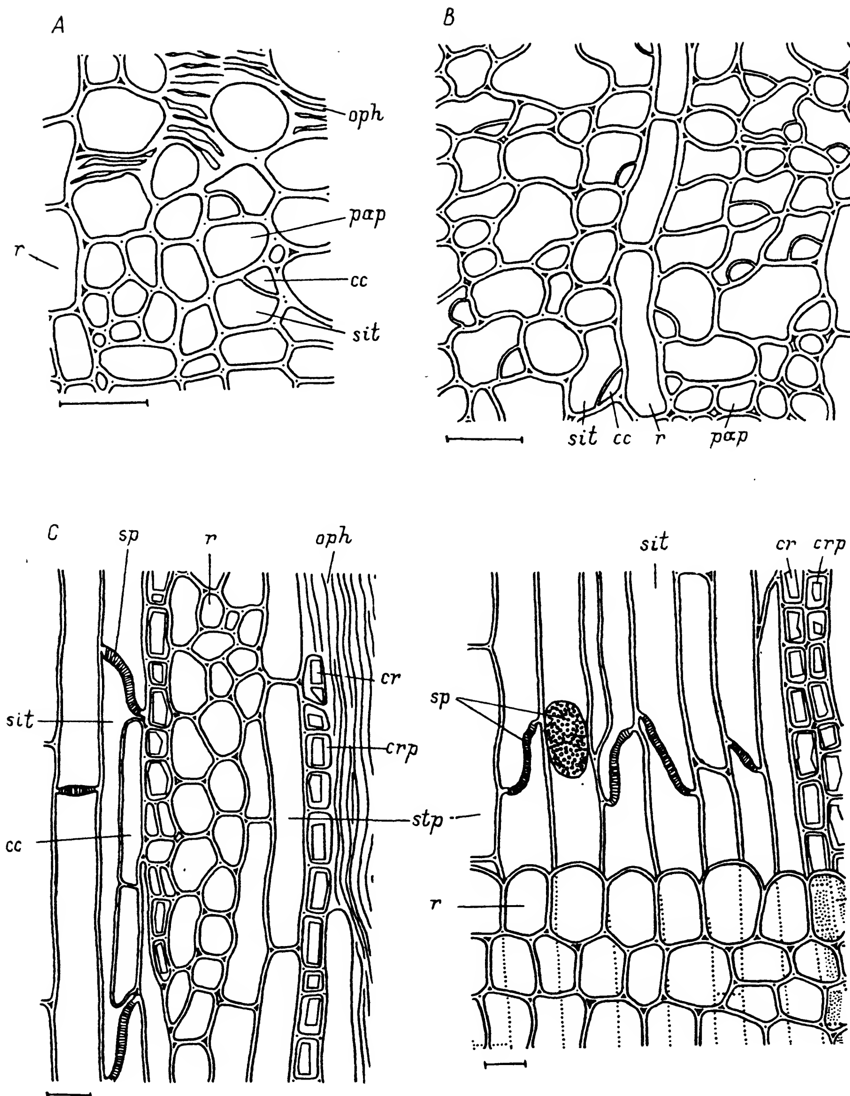


Fig. 6. *Cercocarpus parvifolius* trunk phloem.

A — outer conducting phloem, transverse section; *B* — conducting phloem, transverse section; *C* — outer conducting phloem, tangential section; *D* — outer conducting phloem, radial section. Signs see figs. 1, 2, 4. Bar — 0.01 mm.

Rays hardly undulate and a bit dilate (fig. 5, *A*). They harden where they cross the fibre clusters.

The outer nonconducting phloem mostly consists of bulky storage parenchyma which a lot proliferates (fig. 5, *A*, *B*). So, the dilation is diffuse. The rings of secondary phloem fibres dispart. Original longitudinal arrangement of some fibres changes to oblique or even tangential one (fig. 5, *A*, *B*). Single and clustered sclereids appear in the phloem. The rays are invisible in the outer nonconducting phloem (fig. 5, *A*).

Discussion

The tribes seem to be distantly related. Indeed, *Cercocarpus* differs from the *Kerrieae* members in simple sieve plates, nearly continuous rings of secondary phloem fibres in

the inner nonconducting phloem, conspicuous dilation of the storage parenchyma (causing re-orientation of some fibres), scaly rhytidome and calcium oxalate prisms. Besides, it differs from *Neviusia* in hypodermal origin of the first phellogen.

The 3 genera of Focko's tribe *Kerrieae* share only both simple and compound sieve plates, calcium oxalate druses in the axial crystalliferous parenchyma, protophloem fibres' clusters and cortex structure. *Kerria* and *Neviusia* are much more similar while *Rhodotypos* differs from the both by the fine structure of the epidermis, absence of the pericycle, narrow primary rays, masses of compressed soft phloem in nonconducting zone, development of the secondary phloem fibres there. Besides, the first phellogen arises in the hypodermis in *Rhodotypos* and in the pericycle in *Neviusia*; there is no phellogen in *Kerria* though rare tangential divisions of some pericyclic cells could be a vestige of the phellogen origin.

The place where the first phellogen arises must be a character of importance for classifying *Rosaceae* (Focko, 1894; Lotova, Timonin, 1998, 1999). Then, we believe *Rhodotypos* to be worth separating from the *Kerria—Neviusia* assemblage in harmony with Kalkman (1988) and Takhtajan (1997). *Rhodotypos* could even be likened to *Cercocarpus* in that character. Nevertheless we do not really consider *Rhodotypos* and *Cercocarpus* to be closely related. However, these results do not seem to be enough for confirming segregation the *Rhodotypos—Kerria—Neviusia* complex from traditional *Rosoideae* into specific subfamily *Kerrioideae* (Takhtajan, 1997).

Acknowledgments

We are very grateful to Dr. A. A. Kozhevnikova, Faculty of Soil Sciences, Lomonosov Moscow State University, for sampling *Kerria* and *Rhodotypos* in Arboretum «Белые ночи». The financial support from the Russian Foundation for Basic Researchs is also appreciated.

LITERATURE CITED

Focko W. O. Rosaceae // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1894. Teil 3. Abt. 3. S. 1—61.

Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin etc., 1995. Bd IV. T. 2A. *Spermatophyta*: *Angiospermae*: *Dicotyledones* 2(2). X + 693 S.

Kalkman C. The phylogeny of the *Rosaceae* // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 98. N 1. P. 37—59.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem of *Rosaceae*. 2. *Spiraeoideae* except *Spiraeeae* and *Lyonothamneae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1998. Vol. 83. N 9. P. 14—27.

Lotova L. I., Timonin A. C. Anatomy of cortex and secondary phloem in *Rosaceae*. 3. *Quillajoideae* // Bot. J. (St. Petersburg). 1999. V. 84. N 2. P. 34—41.

Raunkiaer C. Planterigets livsformer og deres bedydning for geografien. Kjøbenhavn, 1907. 132 S.

Schulze-Menz G. K. Rosaceae // Engler A. Sillabus der Pflanzenfamilien. 13. Aufl. Berlin, 1964. Bd 2. S. 209—218.

Takhtajan A. Systema magnoliophytorum. Leningrad, 1987. 439 p.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. X + 643 p.

Lomonosov Moscow State University
E-mail: timonin@3.hiplants.bio.msu.ru

Received 5 II 1998

РЕЗЮМЕ

Описана анатомия кортекса и флоэмы у всех трех родов, включаемых А. Л. Тахтаджяном (1987) в трибу *Kerrieae* (*Kerria*, *Neviusia*, *Rhodotypos*), и одного (*Cercocarpus*) из двух родов, относимых им к трибе *Cercocarpeae*. Роды из трибы *Kerrieae* сходны по многим признакам кортекса и флоэмы, однако своеобразие рода *Rhodotypos* представляется достаточным для того, чтобы отделить его от комплекса *Kerria—Neviusia*. Этот род несколько напоминает *Cercocarpus*. В то же время род *Cercocarpus* весьма существенно отличается как от комплекса *Kerria—Neviusia*, так и от рода *Rhodotypos*.

УДК 561.628.2 : 551.782.13 (571.63)

© Б. И. Павлюткин

JUGLANDACEAE ИЗ ПОЗДНЕМИОЦЕНОВОЙ УСТЬ-СУЙФУНСКОЙ ФЛОРЫ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ (ДАЛЬНИЙ ВОСТОК РОССИИ)

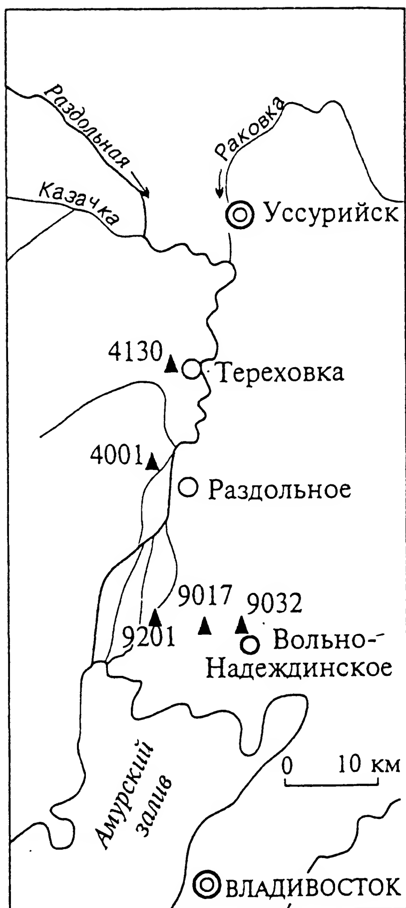
B. I. PAVLYUTKIN. ON THE *JUGLANDACEAE* FROM THE LATE MIOCENE UST-SUIFUN FLORA OF SOUTHERN PRIMORYE (RUSSIAN FAR EAST)

Дана характеристика остатков ореховых из верхнемиоценовой усть-суйфунской свиты в ее стратотипической местности (Южное Приморье). Ранее в составе комплексов усть-суйфунской флоры ореховые либо не фигурировали, либо сведения о них ограничивались упоминанием в списках растений. Приведено описание 6 видов (из них 2, включая новый, — по отпечаткам плодов): *Cyclocarya sachalinensis*, *C. weylandii* (fructus), *Pterocarya japonica*, *Juglans* sp., *Carya miocathayensis*, *C. dorofeevii* sp. nov. (fructus).
Ключевые слова: *Juglandaceae*, усть-суйфунская свита, верхний миоцен, Приморье.

Усть-суйфунская флора, установленная по остаткам растений из одноименной свиты, распространенной в Южном Приморье в приустьевой части р. Раздольной, характеризует, как известно, верхнемиоценовый региональный усть-суйфунский горизонт в стратиграфической схеме юга материковой части Дальнего Востока России (Решения..., 1994). Ее исследованием в разное время занимались А. Н. Криштофович (1946), М. А. Баранова (1965, 1967), Т. Н. Байковская (1974), Р. С. Климова (1983), Б. И. Павлюткин (1997). Флора монографически обработана Байковской и относится к одной из наиболее хорошо изученных в ряду неогеновых ископаемых флор Приморья.

Остатки растений приурочены к туфам, туффитам, туфоалевролитам, реже песчаникам, образующим невыдержанные по простиранию прослои в толще галечников. Последняя, судя по большой мощности (до 150 м), довольно высокому индексу окатанности галек (в среднем 2.5 балла по 5-балльной шкале А. В. Хабакова), их пестрому петрографическому составу с обилием экзотических, абразивно устойчивых пород, сформирована высокопорядковой речной системой, сравнимой с такими крупными реками Приморья, как Раздольная (Суйфун), Уссури, Большая Уссурка (Иман), Бикин.

Усть-суйфунская флора рассматривается палеоботаниками в качестве молодого восточно-азиатского звена тургайской геофлоры. Ее структура определяется доминированием умеренных и теплоумеренных растений — представителей семейств березовых, ильмовых, ивовых, кленовых. Вечнозеленые (за вычетом хвойных) встречаются крайне редко. По сравнению с хорошо изученными позднемиоценовыми флорами Японии она обладает двумя особенностями, делающими ее, на первый взгляд, аномальной. Во-первых, в ее составе до недавнего времени не были установлены в сколько-нибудь значительном количестве буковые; возможная причина этого уже рассмотрена (Павлюткин, 1997). Во-вторых, в списках растений, по данным прежних исследований (Криштофович, 1946; Байковская, 1974), отсутствовали представители сем. *Juglandaceae*. Последнее обстоятельство трудно объяснить, исходя из генезиса всей толщи, содержащей остатки растений. В современных долинных лесах и на прилегающих склонах ореховые (во всяком случае, виды *Carya*, *Pterocarya* и *Juglans*) довольно обычны. Видимо, и род циклокария, естественный ареал которого ограни-



Расположение типовых местонахождений в усть-суйфунской свите.

чен ныне горными районами Центрального Китая (Ильинская, 1953), в прошлом характеризовался более широкой экологической амплитудой.

Весьма вероятно, что отсутствие ореховых в комплексах усть-суйфунской флоры — кажущаяся ее особенность. Она связана с несовершенством методики сборов ископаемых растений, проводившихся специалистами не палеоботанического направления. В частности, наиболее полные коллекции усть-суйфунской флоры, изученные Байковской, были переданы ей геологом Е. П. Денисовым, а Криштофовичу материал доставлялся исследователями, занимавшимися изучением различных аспектов геологического строения Приморья. Возможно, «невзрачные» фрагменты ореховых просто не попадали в коллекции. При более полных, целенаправленных сборах, проведенных мною в 1980-е годы из типовых местонахождений в усть-суйфунской свите (см. рисунок), выяснилось, что ореховые являются ее обычными компонентами наряду с представителями вышеупомянутых семейств. Коллекции обработаны Климовой, но материалы по ним (включая местонахождение 4001) не были опубликованы с описанием и изображением растений, и потому недоразумение с ореховыми не было устранено. О нем, в частности, упомянуто в работе А. Г. Аблаева с соавт. (1994 : 25).

Для решения этого вопроса в 1995 и 1996 гг. мною были проведены повторные сборы ископаемых растений из типовых местонахождений в усть-суйфунской свите (4130, Тереховка; 4001, Раздольное; 9032, Вольно-Надеждинское-1; 9017, Вольно-Надеждинское-2; см. рисунок). Коллекции весьма представительные: не менее 300 штуфов каждая. Их обработка показала, что остатки ореховых присутствуют во всех перечисленных локальных усть-суйфунских флорах, причем в некоторых они встречаются часто (4001) или даже доминируют по числу экземпляров (4130).

Несколько неожиданной оказалась находка в местонахождении 4130 многочисленных листочков и 3 плодов циклокарии. Представители этого рода в позднемиоценовых флорах Дальнего Востока как-будто пока не встречались, во всяком случае, они не описаны. В составе ископаемого материала наиболее часто отмечаются листочки птерокарии, реже карии, иногда в сопровождении плодов. Листочки ореха обнаружены в недавно выявленном мною новом усть-суйфунском местонахождении (9017).

Ископаемые растения имеют различную степень сохранности в зависимости от типа вмещающей породы. В тонкообломочных алевро-пелитовых туфах и туффитах они обычно сохраняют все детали жилкования; в песчаниках сохранность, как правило, хуже: жилки третьего порядка проявлены редко, менее отчетливы и детали строения края листа. Всего установлено 6 видов ореховых (из них 2 — по отпечаткам плодов): *Cyclocarya sachalinensis* Baik., *C. weylandii* A. Straus — отпечатки плодов (4130); *Pterocarya japonica* (Tanai) Uemura (9017, 9032, 4001); *Juglans*

sp. (9017); *Carya miocathayensis* Hu et Chaney, *C. dorofeevii* sp. nov. — отпечатки плодов (4130).

Для плодов карии близкого вида среди известного ископаемого материала не установлено, и поэтому она представлена в качестве нового вида. Для листочков ореха также не установлен близкий ископаемый вид, однако из-за ограниченности материала он пока дан в открытой номенклатуре. Необходимо заметить, что геологическая позиция всех изученных местонахождений достоверна, обнаруженные в них фитофоссилии характеризуют несомненно усть-суйфунскую флору.

Ниже приведено описание ископаемых растений.

Cyclocarya sachalinensis Baik.
(табл. I, *1—3*; II, *1*, 2)

C. sachalinensis Baik, 1974, Верхнемиоцен. фл. Южн. Приморья : 103, табл. 30, фиг. 13, табл. 31, фиг. 1—3, рис. 32; Ильинская, 1994, Ископ. цв. раст. СССР, 3 : 43, табл. 7, фиг. 7, рис. 34.

Находки остатков рода циклокария в северо-западном обрамлении Тихого океана связаны либо с нижне- и среднемиоценовыми слоями Сахалина (Байковская, 1974; Фотьянова, 1988), либо с отложениями нижнего—среднего миоцена Японии (Tanai, Suzuki, 1963), Аляски (Wolfe, Tanai, 1980), Приморья (Ископаемые..., 1994), поэтому их присутствие в составе позднемиоценовой усть-суйфунской флоры (местонахождение 4130) вначале показалось результатом ошибки определения. Но находка наряду с многочисленными листочками, отнесенными к *Cyclocarya sachalinensis*, трех окрыленных плодов циклокарии рассеяла сомнения. По количеству экземпляров данный вид вместе с представителями родов *Liquidambar*, *Ulmus*, *Zelkova*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Corylus*, *Populus*, *Carya*, *Tilia*, *Acer* определяет облик тафоценоза 4130.

В коллекции имеются боковые (табл. I, *1—3*) и конечные (табл. II, *1*, *2*) листочки. Размеры их ограничены пределами 10.8—3.0 см по длине и 4.8—1.6 см по ширине. Листовой индекс меняется от 2.5 до 3.0. Листочки имеют ланцетную, продолговато-ланцетную (боковые) и яйцевидную (конечные) форму с несколько несимметричным округло-клиновидным основанием и постепенно суженной верхушкой. Средняя жилка относительно тонкая (не более 0.6 мм в основании листовой пластинки) в разной степени арко- или S-образно изогнутая, лишь у мелких боковых (видимо, с нижней части листа) и конечных листочков она прямая.

Вторичные жилки тонкие, на боковых листочках (табл. I, *1—3*) отходят нерегулярно и отчетливо несимметрично, особенно в нижней части листовой пластинки: на одной половине угол отхождения близок к прямому, тогда как на другой — он меняется в пределах 45—60°. У конечных листочков (табл. II, *1*, *2*) асимметрия в отхождении выражена менее резко: угол меняется от 60° до почти прямого. Жилки вблизи края вильчато раздваиваются, верхняя веточка, коленчато изгибаясь, соединяется с вышележащей жилкой, посылая в зубцы тонкие ответвления. Третичные жилки, хорошо заметные на терминальных листочках, довольно редкие (4—5 на 1 см), прямые, чаще слегка извилистые, в отдельных случаях вильчато разветвленные. На одной половине листочка они субперпендикулярны вторичным жилкам, на другой — ориентированы несколько косо по отношению к ним.

Вставочные жилки не всегда хорошо развиты, что, впрочем, отмечено и в отношении типового материала вида (Ископаемые..., 1994 : 44), хотя у голотипа они проявлены четко. Вероятно, этот морфологический признак не является устойчивым в пределах вида. Край зубчатый, включая верхушку, лишь вблизи основания он цельный. Зубчики острые, с длинной прямой спинкой с заметно оттянутым и несколько отогнутым кнаружи острием. Наибольшее сходство описанные отпечатки обнаруживают с *C. sachalinensis* Baik.

Материал: кол. 4130, обр. 34, 44—46, 49—57, 59—65, 70, 72, 73, 81, 101, 122, 124—128, 130—136, 161, 162, 165, 169, 174, 176, 177, 179, 199, 203, 204, 223—226, 231, 235, 237, 239, 253, 256, 260.

Местонахождения: нижний миоцен Сахалина, верхний миоцен Приморья.

Cyclocarya weylandii A. Straus
(табл. I, *6*—*8*)

C. weylandii A. Straus, 1969, Argumenta palaeobotanica, 33 : 169, tab. 31, fig. 25, tab. 32, fig. 2; Ильинская, 1994, Ископ. цв. раст. СССР, 3 : 46, табл. 10, фиг. 1—7, табл. 11, фиг. 1—13, рис. 36, 1—6.

В местонахождении 4130 кроме многочисленных листочков обнаружены 3 отпечатка плода циклокарии с неполностью уцелевшим крылом, отнесенные к *C. weylandii*. Наиболее полная сохранность у образца (обр.) 194. Эндокарп округлый или слегка овальный. Размеры 7.5 × 5.5 мм (обр. 30), 6.0 × 5.0 мм (обр. 194), 7.0 × 6.0 мм (обр. 241). Крыло овальное, размером 3.5 × 2.4 см (обр. 194), у 2 остальных экземпляров оно сохранилось в виде фрагментов, но размеры его близки к указанному для обр. 194. В верхней части на обр. 194 крыло повреждено, часть его завернута вверх по отношению к поверхности штуфа. На сохранившемся участке оно имеет полого волнистые неровные очертания. Жилки крыла не раз дихотомируют, начиная уже с расстояния в 1 мм от внутреннего края. Шовная линия на образцах 30 и 241 не сохранилась, а на обр. 194 она выражена нечетко, похоже, что включающий ее сектор несколько стерт. Ребристость эндокарпа (по отпечатку) весьма слабо проявлена в верхней (по отношению к плоскости крыла) трети углубления, имеющего полусферическую форму (обр. 194) и образованного, вероятно, нижней частью эндокарпа, судя по сохранившемуся в дне углубления узкому глубокому отверстию от ножки плода. Зато отчетливо видны 5 ребристых конических вмятин от бугорков эндокарпа, образующих как бы пояс на уровне 2/3 углубления.

Особенности скульптуры эндокарпа определяют уклонение плодов из местонахождения 4130 от типовых *C. weylandii*, хотя по остальным характеристикам они весьма близки к типу вида и отчетливо отличаются от остальных видов, выделенных по отпечаткам плодов. Возможно, это один из «мелких» видов, составляющих *C. weylandii*, который является, как отмечает И. А. Ильинская (Ископаемые..., 1994 : 47), скорее всего сборным видом.

Материал: кол. 4130, обр. 30, 194, 241, 241а (противоотпечаток).

Местонахождения: олигоцен Западной Сибири и Казахстана; нижний миоцен Казахстана и Сахалина; верхний миоцен Приморья.

Pterocarya japonica (Tanai) Uemura
(табл. II, *3*—*7*; III, *1*, *2*)

P. japonica (Tanai) Uemura, 1988, Late Miocene Floras Northeast Honshu, Japan : 132, tab. 8, fig. 1; Ильинская, 1994, Ископ. цв. раст. СССР, 3 : 62, табл. 9, фиг. 6, 7, табл. 12, фиг. 5, табл. 16, фиг. 1, 2, рис. 48.

Данную комбинацию предложил K. Uemura (1988), основываясь на ревизии образца, принятого T. Tanai (1961 : tab. 6, fig. 10) в качестве голотипа *Juglans japonica* Tanai, и пересмотре систематической принадлежности ряда отпечатков, фигурирующих в работах японских палеоботаников под различными названиями, среди которых чаще всего упоминается *Pterocarya asymmetrosa* Konno. Он же приводит синонимику вида, которая была дополнена затем находками на территории российского Дальнего Востока.

В усть-суйфунской флоре *P. japonica* впервые установлен в местонахождении 4001 (гипостратотип одноименной свиты) в собранной мною и переданной Климовой для обработки коллекции; в списке растений эти отпечатки первоначально фигурировали как *Pterocarya asymmetrosa* (Павлюткин и др., 1985). Позднее листочки

P. japonica были обнаружены мною в местонахождениях 9017, 9032 и в дополнительной коллекции из местонахождения 4001. Размеры листочков: 10.0—3.7 см дл. и 3.0—1.0 см шир. Форма продолговатая, с неравнобоким асимметричным округло-выемчатым основанием, параллельными на значительном протяжении сторонами и быстро суженной верхушкой, переходящей в коротко оттянутый кончик (табл. II, *3*) либо с постепенно суженной заостренной верхушкой (табл. III, *1*, *2*). Средняя жилка прямая или несколько дуго- или S-образно изогнутая, до 1 мм толщиной в нижней части крупных листочков, заметно вдавлена сверху. Боковые жилки в количестве более 15 тонкие, также вдавленные сверху, сгущены в нижней части, отходят в основании листочков под углом, близким к прямому, или даже под тупым (нижние пары), вначале слабо, а вблизи края резко изгибаются кверху, формируя серию уменьшающихся петель. В средней и верхней частях листочков между довольно широко расставленными вторичными жилками появляются промежуточные жилки, достигающие 1/3—1/2 ширины полупластинки. Край пильчатый почти от самого основания и до кончика, зубчики острые, вверх направленные, с длинной прямой или слегка выпуклой спинкой. Третичные жилки ориентированы субперпендикулярно вторичным, расставлены с интервалом в среднем около 1.5 мм, чаще прямые или слегка изогнутые. По всем признакам описанные отпечатки вполне соответствуют типу вида.

Материал: кол. 9017, обр. 3, 10, 22, 32, 113, 164, 240, 244, 251, 254, 267; кол. 9032, обр. 4, 5, 11, 17, 24, 32, 47, 74; кол. 4001, обр. 8, 32, 35, 37, 39, 40, 42, 45, 46, 54, 56, 85, 91, 123, 141.

Местонахождения: нижний миоцен Сахалина; верхний миоцен Японии и Приморья.

Juglans sp.
(табл. IV, *1*—*3*)

В местонахождении 9017 были обнаружены отпечатки листьев, систематическую принадлежность которых определить сразу не удалось, и лишь после консультации с Ильинской они были отнесены к роду *Juglans*. Для них характерны размеры: 10.5—5.5 см дл. и 5.0—2.0 см шир. Форма листочков яйцевидная, реже узкояйцевидная с выемчато-округлым несимметричным основанием и постепенно суженной заостренной верхушкой с цельнокрайным кончиком. Средняя жилка толщиной до 0.8 мм вдавлена сверху, дуговидно изогнутая, особенно в нижней части листочка.

Боковые жилки попарно сближенные, довольно толстые, немногочисленные (7—8 пар), отходят почти равномерно под углом 70—80° на одной половине листочка и 50—60° на другой, слегка ломано-извилистые, часть из них дихотомирует, начиная уже с 1/3 ширины полупластинки, образуя вилочки с расходящимися прямыми или дуговидно изогнутыми сторонами, вблизи края от вторичных жилок отходят 1—3 дуговых ответвления в краевые зубцы. В отдельных интервалах просматриваются короткие вставочные жилки. Сеть третичных жилок редкая; они прямые или слегка изогнутые, субперпендикулярные боковым. Край неравнозубчатый, кроме участка, прилегающего к основанию, и кончика, где он цельный. Различия в размерах зубцов невелики. Зубчики туповатые с прямой или слегка выпуклой спинкой и прямой короткой верхней стороной.

Экземпляр 114 (табл. IV, *1*, *2*), по мнению Ильинской (письменное сообщение), в наибольшей степени похож на один из нижних листочков североамериканского ореха *Juglans hindsii* Rehd. — представителя секции *Rhysocaryon* Dode. В гербарии Биолого-почвенного института (БПИ) ДВО РАН (Владивосток) материал по данному виду ореха отсутствует, но, судя по рисунку, хотя и схематичному, листа *J. hindsii* (Sargent, 1926 : text-fig. 168), это сходство представляется вполне очевидным. Экземпляр 516 (табл. IV, *3*), судя по небольшой величине листового индекса (около 2.0), также, вероятно, происходит из нижней части листа. Остальные отпечатки довольно

фрагментарны. Среди ископаемых видов рода *Juglans* аналоги не установлены, однако из-за ограниченного материала вид представлен пока в открытой номенклатуре.

Материал: кол. 9017, обр. 114, 218, 224, 465, 492, 516, 527.

Местонахождения: верхний миоцен Приморья.

Carya miocathayensis Hu et Chaney
(табл. I, *4*, *5*, III, *3—6*)

C. miocathayensis Hu et Chaney, 1940, Carn. Inst. Wash. Publ., 507 : 26, tab. 6, fig. 1, tab. 7, fig. 5—7; ibid., tab. 4, fig. 6, 7, tab. 5, fig. 1—4; Tanai, 1961, J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, Geol., Mineral. 11, 2 : 273, tab. 6, fig. 3, 4; Tanai, Onoe, 1961, Rep. Geol. Surv. Japan, 187 : 22, tab. 2, fig. 6; Tanai, Suzuki, 1963, Tertiary floras Japan : 108, tab. 5, fig. 1, 2; Huzioka, 1964, J. Mining Coll. Akita Univ., Ser. A, 3, 4 : 67; Tanai, Suzuki, 1972, J. Fac. Sci. Hokkaido Univ., Ser. IV, Geol., Mineral. 15, 1—2 : 325, tab. 1, fig. 31, 32; Аблаев и др. 1994, Миоцен Ханкайской впад. Западн. Приморья : 117, табл. 10, фиг. 7, табл. 11, фиг. 5—7; Ильинская, 1994, Ископ. цв. раст. СССР, 3 : 38.

Вид выделен в составе миоценовой шаньванской флоры Китая. Объем типового материала значительно расширен позже за счет перевода в него ряда образцов, отнесенных авторами к роду платикария. Отпечатки листочков *C. miocathayensis* неоднократно упоминаются в японской палеоботанической литературе, хотя не все находки могут быть бесспорно идентифицированы с данным видом. Аналогичная ситуация и на российском Дальнем Востоке. М. А. Ахметьев (1973 : 50) указал лишь на родственную связь с рассматриваемым видом отпечатка ореховых из миоценовой ботчинской флоры. О принадлежности к *C. miocathayensis* отпечатков из ханкайской флоры Приморья (Аблаев и др., 1994) судить трудно из-за низкого качества фотоизображений.

В местонахождении 4130 кроме многочисленных остатков циклокарии обнаружены листочки ореховых, в наибольшей степени похожие на *C. miocathayensis*. Конечные листочки (табл. III, *3*, *4*) имеют продолговато-овальную заостренную к основанию и верхушке форму. Размер листочков: 12.0—4.1 см дл. и 16.0—5.9 см шир. Средняя жилка прямая или слегка извилистая с желобком на нижней стороне листочка, довольно тонкая (не более 0.6 мм в основании), вторичные жилки (в количестве до 25) попарно сближенные или очередные, отходят от главной под углом, близким к прямому в нижней части листочков, 60—70° — в средней и около 45° — в верхней, вначале почти прямые, а вблизи края они изгибаются кверху, одновременно разветвляясь, все ответвления заканчиваются в зубчиках. Третичные жилки субперпендикулярны вторичным, слегка извилистые, обычно проходят весь интервал не расщепляясь, реже бифуркируют, расположены довольно часто (7—8 на 1 см). Край зубчатый на всем протяжении, включая кончик, но в основании и в верхушке зубчики расставленные, вторичные жилки здесь не образуют разветвлений.

В коллекции 4130 представлены и боковые листочки (табл. III, *5*, *6*). Их размеры: 12.0—5.5 см дл. и 3.1—1.4 см шир. Форма ланцетная, продолговато-ланцетная с округло-клиновидным или клиновидно-округлым до округлого основанием и длинно заостренной верхушкой. Средняя жилка прямая или дуговидно изогнутая с желобком или без него в зависимости от стороны листочка, представленной на отпечатке. Вторичные жилки в отличие от конечных листочков обнаруживают тенденцию к смешанному брохидодромно-краспедодромному типу жилкования, когда часть вторичных жилок образует петли вблизи края, давая ответвления в краевые зубчики, а другие заканчиваются в зубцах, разветвляясь при подходе к краю.

Материал: кол. 4130, обр. 47, 48, 58, 195, 197, 219, 242, 246, 259.

Местонахождения: миоцен Шаньваня (Китай), Японии; верхний миоцен Приморья.

Carya Nutt.

Carya dorofeevii Pavlyutkin sp. nov.

(табл. IV, *4—6*)

The nut fossilized, not opened (imprint) 2.5 cm long and 2.0 cm wide, wide-ovoid nearly oval, obscurely four-sided with rounded base and abruptly contracted apex. The suture line is fine and distinct, the surface is slightly sculptured, nearly smooth, the sculprural lines are thin, come to the suture line in the upper part at acute (10—15°) angle.

Holotype: nut fossilized, not opened (imprint), South Primorye, Razdolnaja River basin, Terekhovka Village environs, Upper Miocene. Coll. FEGI 4130, specimen 86 (plate IV, *5*, *6*).

Орех фоссилизированный нераскрытый (слепок), 2.5 см дл. и 2.0 см шир., широкояйцевидный, неясно четырехгранный с округлым основанием и внезапно суженной заостренной верхушкой. Линия шва тонкая отчетливая, поверхность слабо скульптурирована, почти гладкая, скульптурные линии тонкие, подходят к линии шва в верхней части под острым (10—15°) углом.

Голотип: орех фоссилизированный нераскрытый (слепок), Южное Приморье, бассейн р. Раздольной, окрестности с. Тереховка, кол. ДВГИ 4130, обр. 86.

Находки плодов карии в ископаемом состоянии редки в отличие от листочков. На Дальнем Востоке России они до сих пор не указывались. Данный вид находится в совместном захоронении с листочками *Carya miocathayensis*, и можно было бы предположить, что остатки принадлежали одному виду, но, во-первых, они найдены вне органической связи, а во-вторых, отличаются от ископаемых эндокарпов *C. miocathayensis*, имеющих более грубо скульптурированную поверхность и почти симметричных относительно экваториальной плоскости (Hu, Chaney, 1940 : 26, tab. 7, fig. 5, 6). Эти признаки отмечаются и у современного вида *C. cathayensis* Sargent (Mai, 1981 : 351, tab. 24, fig. 9, tab. 25, fig. 4, 5).

Орехи *C. buranica* Iljinskaja et Akhmet. (Ископаемые..., 1994 : 89, табл. 35, фиг. 5—9) имеют более грубую шовную линию с валикообразным окаймлением, чего не наблюдается в наших образцах. Сходство с отпечатками *C. borissovii* Iljinskaja (Ископаемые..., 1994 : 89, табл. 37, фиг. 5—7) проявляется в большей степени. Сравнение с ископаемыми видами, выделенными по плодам, затруднено из-за невозможности наблюдать многие важные детали в наружном и внутреннем строении у наших образцов. Среди современных видов карии определенное сходство наблюдается с североамериканским видом *C. alba* K. Koch.

Материал: кол. 4130, обр. 85, 86 (голотип).

Местонахождение: верхний миоцен Приморья.

Вид назван в честь палеокарполога П. И. Дорофеева.

В заключение хочу выразить искреннюю признательность И. А. Ильинской за ценные советы и консультации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аблаев А. Г., Тащи С. М., Васильев И. В. Миоцен Ханкайской впадины Западного Приморья. Владивосток, 1994. 168 с.

Ахметьев М. А. Миоценовая флора Сихотэ-Алиня (р. Ботчи). М., 1973. 86 с. (Тр. Геол. Ин-та АН СССР; Вып. 247).

Байковская Т. Н. Верхнемиоценовая флора Южного Приморья. Л., 1974. 136 с.

Баранова М. А. *Ulmaceae* верхнемиоценовой флоры Приморья // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 4. С. 473—485.

Баранова М. А. Новые данные по верхнемиоценовой флоре Приморья // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 1. С. 53—61.

Ильинская И. А. Монография рода *Pterocarya* Kunth // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. Флора и систематика высших растений. 1953. Вып. 10. С. 7—123.

Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. СПб., 1994. Т. 3. 118 с.
Климова Р. С. Миоценовая флора и фитостратиграфические горизонты Приморского края // Палеоботаника и фитостратиграфия Востока СССР. Владивосток, 1983. С. 65—76.
Криштофович А. Н. Миоценовые растения из Суйфунской свиты Уссурийского края // Бот. журн. 1946. Т. 31. № 4. С. 7—34.
Павлюткин Б. И. Находка остатков букового леса в усть-суйфунской свите Южного Приморья (Дальний Восток России) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 9. С. 54—61.
Павлюткин Б. И., Климова Р. С., Царько Е. И. Новые данные по фитостратиграфии и палеогеографии позднего миоцена Юго-Западного Приморья // Сов. геология. 1985. № 2. С. 47—55.
Решения Четвертого межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию и фанерозою юга Дальнего Востока и Восточного Забайкалья (г. Хабаровск, 1990 г.). Хабаровск, 1994. 124 с.
Фотьянова Л. И. Флора Дальнего Востока на рубеже палеогена и неогена. М., 1988. 182 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 231).
Hu H. H., Chaney R. W. A Miocene flora from Shantung Province, China. P. I // Carnegie Inst. Wash. Publ. 1940. N 507. 82 p.
Mai D. H. Der Formenkreis der Vietnam-Nuss (*Carya poilanei* (Chev.) Leroy) in Europa // Feddes Repert. 1981. Bd 92. H. 5-6. S. 339—385.
Sargent Ch. S. Manual of the trees of North America. Boston; New York, 1926. 892 p.
Tanai T. Neogene floral change in Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1961. Vol. 11. N 2. P. 119—298.
Tanai T., Suzuki N. Miocene flora of southwestern Hokkaido, Japan // Tertiary floras of Japan. Pt 2. 1963. P. 97—149.
Uemura K. Late Miocene floras in Northeast Honshu, Japan. Tokyo, 1988. 174 p.
Wolfe J. A., Tanai T. The Miocene Seldovia Point flora from the Kenai Group, Alaska // Geol. Surv. Prof. Pap. 1980. N 1105. P. 1—47.

Дальневосточный Геологический институт ДВО РАН
Владивосток
Получено 27 I 1997

SUMMARY

The *Juglandaceae* remains from Ust-Suifun (Upper Miocene) suite in its stratotype locality (Southern Primorye) are characterized for the first time. Six species, members of *Cyclocarya*, *Pterocarya*, *Juglans* and *Carya*, are described. Two of them are imprints of fruit. A description of one new species is presented.

УДК 582.5 (574.5)
Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© **А. А. Уланова**

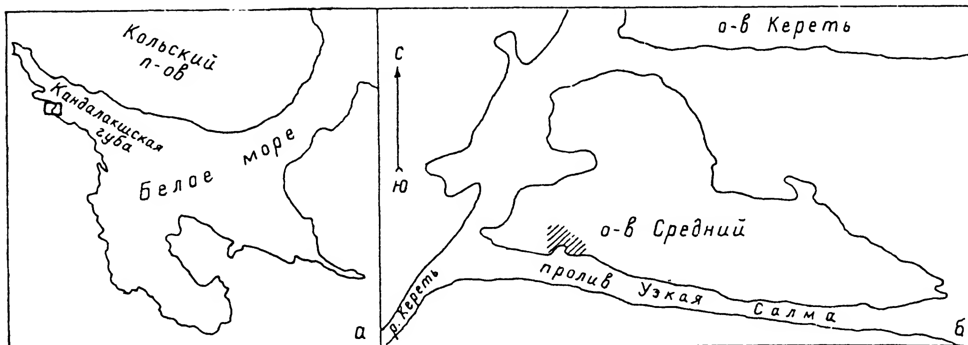
ВОДОРОСЛИ МАРШЕВОГО ЛУГА ОСТРОВА СРЕДНИЙ (КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ, БЕЛОЕ МОРЕ)

A. A. ULANOVA. THE ALGAE OF THE SALT MARSH IN SREDNIY ISLAND (THE WHITE SEA, KANDALAKSHA BAY)

Изучен видовой состав водорослей водоемов маршевого луга о-ва Средний (Чупинская губа Кандалакшского залива). Обнаружено 175 видов водорослей из 91 рода и 7 отделов.
Ключевые слова: маршевый луг, водоросли, Кандалакшский залив.

На побережьях морей существует совершенно особенная группа водоемов, которая отличается непостоянством солености. Частным случаем таких водоемов являются водоемы маршевых лугов.

Маршевые луга — полоса низменных побережий морей, затопляемая лишь в периоды наиболее высоких (сизигийных) приливов и нагонов воды. После сильных



Местонахождение (*а*, в квадратной рамке) и карта-схема (*б*) о-ва Средний.
Заштрихованная область — маршевый луг.

дождей вода в водоемах маршевых лугов иногда почти полностью опресняется; в жаркую погоду, наоборот, соленость ее может превышать морскую. Температурные колебания также весьма сильны и происходят несколько раз в течение суток.

Литература по водорослям водоемов маршевых лугов очень скудна (Atwater, Hemphill-Haley, 1997), а по маршам России отсутствует.

Целью работы было исследование водорослей водоемов маршевого луга о-ва Средний, расположенного в Чупинской губе Кандалакшского залива (см. рисунок, *а*)

Материал и методика

Материалом для настоящей работы послужили личные сборы автора, проведенные на о-ве Средний в период с 1993 по 1998 г.

На маршевом лугу о-ва Средний изучали состав водорослей двух луж и ручья (см. рисунок, *б*). Ручей вытекает из заторфованного водоема, находящегося за пределами маршевого луга, проходит через маршевый луг и впадает в узкий и очень глубокий пролив Узкая Салма со сложным гидрологическим режимом, отделяющий о-в Средний от материка. В непосредственной близости от входа в Узкую Салму расположено устье полноводной р. Кереть, сток из которой в значительной мере снижает соленость в прилежащей акватории. Кроме этого, даже в ветреную погоду в Узкой Салме не наблюдается штормовых явлений, которые способствуют заносу морской воды в водоемы побережья. Поэтому если средняя соленость Белого моря составляет 27 ‰, то верхние слои воды в Узкой Салме, проникающие в эстуарий ручья и прибрежные лужи на маршевом лугу, имеют среднюю соленость 10—13 ‰.

В «полную» воду русло ручья и контуры луж в пределах маршевого луга очень плохо различимы, так как в зависимости от высоты прилива морской водой заливается от 30 до 80 % площади исследуемого марша. По мере заливания маршевого луга соленость в изучаемых водоемах резко возрастает, а температура снижается. Значения солености и температуры в исследуемых водоемах практически выравниваются со значениями соответствующих параметров морской воды. В периоды «малой» воды русло ручья и контуры луж, наоборот, четко видны. При этом соленость в ручье меняется (в зависимости от расстояния до моря) от почти пресной — 0.5 до 13 ‰. Граница между пресной и солоноватой водами совпадает с верхней границей маршевого луга и может быть определена визуально с точностью до нескольких десятков сантиметров по смене *Comarum palustre* L. на комплекс галофитных растений, в котором преобладают виды осоки.

Пробы в ручье собирали в разных его участках для выявления картины распределения водорослей. На маршевом лугу установили 10 станций, отмеченных вешками, на которых производили суточные наблюдения за изменениями солености, температуры и pH воды с 10 по 13 июля 1998 г. Станции *1—3* расположены в верхней части

маршевого луга; *4*, *5* — в средней части ручья; *8—10* — в эстуарной части. Станции *6* и *7* — лужи маршевого луга.

Одна из исследованных луж маршевого луга (станция *6*) в периоды «малой» воды удалена от моря приблизительно на 7 м. Ее размеры — 3 × 5 м, глубина — до 50 см, грунт — заиленный песок. Вторая лужа (станция *7*) в периоды «малой» воды располагается в 5 м от границы моря и соединяется с ним узкой протокой. Размеры лужи — 2 × 4 м, глубина — до 60 см, грунт — заиленный песок.

Соленость измеряли солемер-рефрактометром ATAGO-10. Период измерения параметров воды пришелся на сизигийный прилив, при этом величина прилива была максимальной и составляла 2.2 м. Высота воды в момент полного отлива в эти дни составляла 0.4 м.

Сбор и обработку материала проводили по общепринятой альгологической методике (Косинская, 1948; Голлербах, Полянский, 1951). Собрано и обработано более 150 проб. При сборе проб обращали внимание на свойства водоемов: цвет воды, присутствие или отсутствие запаха сероводорода, прозрачность, глубину, грунт и т. д. Измерения температуры, pH, солености производили в момент сбора проб.

Таксономический список синезеленых водорослей составлен по системе J. Komarek, K. Anagnostidis (1986, 1989; Anagnostidis, Komarek, 1988, 1990), диатомовых водорослей — по системе F. Round, R. Crawford, D. Mann (1990) и K. Krammer, H. Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, b). Для остальных отделов водорослей принята классификация, предложенная авторами книги «Водоросли. Справочник» (1989).

Результаты и обсуждение

Результаты измерений показателей воды на маршевом лугу приведены в табл. 1. Соленость на станциях *1—3* изменяется от 0.5 до 8 ‰, на станциях *4* и *5* — от 1.6 до 11 ‰, на станциях *8—10* — от 1.8 до 11.3 ‰.

Показатель pH в ручье у верхней границы маршевого луга изменяется от 6.0 до 7.0. По мере приближения к морю амплитуда колебаний pH незначительно уменьшается; так, в средней части ручья pH изменяется от 6.3 до 7.0. В эстуарии реакция воды нейтральна — 7.0. В лужах соленость изменяется от 0.7 до 11 ‰, pH — от 6.8 до 7.0.

Всего в изученных водоемах маршевого луга на о-ве Средний выявлено 175 видов и 27 внутривидовых таксонов водорослей (табл. 2).

В настоящее время заторфованный водоем, из которого берет начало исследуемый ручей, очень активно зарастает высшими растениями. В этом водоеме в обрастаниях в массе встречаются виды *Oedogonium ahlstrandii*, *O. vaucherii*, *Cosmarium hammeri*,

ТАБЛИЦА 1

Амплитуда колебаний солености, температуры и pH воды на маршевом лугу за время наблюдений (10—13 июля 1998 г.)

Станция	Соленость, ‰	Температура, °C	pH
1	0.5—7.0	8—25	6.0—7.0
2	1.0—8.0	7—23	5.9—6.9
3	0.7—8.0	7—25	5.8—6.8
4	1.7—11.0	4—20	6.1—7.0
5	1.6—11.0	5—13	6.8—7.0
6	0.7—11.0	4—15	6.8—7.0
7	2.3—11.0	4—10	6.8—7.0
8	1.8—11.3	4—12	7.0
9	1.9—11.2	4—10	7.0
10	2.0—11.3	4—10	7.0

ТАБЛИЦА 2

Список водорослей, выявленных в водоемах маршевого луга о-ва Средний

Вид	Экология	Номер станции									
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Cyanophyta											
Anabaena aequalis Borge	П		1								
Aphanocapsa grevillei (Hass.) Rabenh.	П	2	2	2	3	2	3	2	2		
Aphanothece stagnina (Spreng.) B.-Peters. et Geitl.	П	2	3	3	3	4	3	3	3	4	3
Chroococcus turgidus (Kütz.) Nag.	П-С	1	1	2	2	2	1	1	2	2	3
Eucapsis minor (Skuja) Hollerb.	П		1	1		1				1	2
Gloeocapsa montana Kütz.	П	1								3	4
Gomphosphaeria aponina Kütz.	П-С	6	5	5	6	5	4	3	5	1	1
Merismopedia tenuissima Lemm.	П-С	2	1	1	3	2	3	3	3	2	3
Nostoc coeruleum Lyngb.	П	2	2	2	1	2	1	1	2		
Planktothrix mougeotii (Kütz.) Anagn. et Kom.	П-С	2	1	1		2					
Rivularia aquatica (de Wild.) Geitl.	П			1	4	4	5	5	6	6	6
Tolypothrix tenuis Kütz.	П	2		2	1	3	2	2	2		
Woronichinia compacta (Lemm.) Kom. et Hind.	П-С	6	6	6	6	6	5	5	6		
Chlorophyta											
Bulbochaete sp.	П			2						2	2
Closterium parvulum Nag.	П	2	2	1	3	3	3	3	3		
Cosmarium granatum Bréb.	П				2						
C. hammeri Reinsch.	П	3	1			3					
C. punctulatum Bréb.	П	3	1								
Desmidium swartzii Ag.	П	1	1	1						1	
Micrasterias fimbriata Ralfs.	П	1	1	1						1	
M. rotata (Grev.) Ralfs.	П		1	1							
Mougeotia sp.	П		1		1						
Netrium digitus (Ehr.) Itzig. et Rothe	П		1		1						
Oedogonium ahlstrandii Wittr.	П	4	3			2		2	2	1	1
O. variabile Roll.	П	1			2					1	1
O. vaucherii (Le Cl.) A. Br.	П	3	3			3	1	2	2		
Palmodictyon lobatum Korschik.	П	2	1								
Pediastrum duplex Meyen	П				1						1
Pleurotaenium ehrenbergii (Bréb.) De Bary	П	1	1		1					1	
Scenedesmus bijugatus (Turp.) Kütz.	П	3	2		2	3	1	3	3	4	2
S. quadricauda Bréb.	П	3	1		3	3					1
Spirogyra sp.	П	1	1		1						
Staurastrum furcigerum Bréb.	П		1		1						
S. petsamoense Jarnefelt.	П	2	1								
S. planctonicum Teil.	П		2								
Xanthidium antilopeum (Bréb.) Kütz.	П		1								
Zygnema sp.	П	2				1					
Xantophyta											
Ophiocytium majus Nag.	П	5		2	6	6		5		1	1
O. maximum Borzi et Pasch.	П	5	4	2							
Tribonema vulgare Pasch.	П			2							
Chrysophyta											
Distephanus speculum (Ehr.) Hack.	М	1				1	1			1	1

Вид	Экология	Номер станции									
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Euglenophyta											
Euglena aff. *spirogira* Ehr.	П	5	4	2	4	4					
Phacus swirenkoi Skv.	П	1	1							1	1
Bacillariophyta											
Achnanthes delicatula (Kütz.) Grun.	С	6	6	6	6	5	6	6	6	2	2
A. haukiana Grun.	С	6	6	6	6	6	6	2	6	2	2
A. peragalloi Brunnth. et Herib.	П						2				
Amphora ovalis Kütz.	П	1	1	1	1						
A. exigua Greg.	С-М		1			3	4	3	3	2	2
A. holsatica Hust.	С						3				
Anomoeoneis brachysira (Bréb.) Grun.	П-С					3					
Bacillaria socialis (Greg.) Grun.	М					2					
Berkeleya rutilans (Trentep.) Grun.	С				5	4	3	3	5		
Brebissonia lanceolata (Ag.) Mahoney et Reimer	С				5	6	4	3	6	2	2
Caloneis amphisbaena (Bory) Cl. f. *subsalina* (Donk.) V. Werff	С					2	2	3	3		
Campylodiscus clypeus Ehr.	С					1					
Cavinula cocconeiformis (Greg. ex Grev.) Mann et Stickle	П					2	1	1	1		
C. jaenefeltii (Hust.) Mann et Stickle	П					1	1	1	1		
C. lacustris (Greg.) Mann et Stickle	П					1	1	1			
C. pseudoscutiformis (Hust.) Mann	С					2	2	2	2		
Cocconeis californica Grun.	М					2	2				
C. costata Greg.	М					1	3	2	1		
C. placentula Ehr.	П-С	6	5	6	6	6	5	5	6	6	6
Coscinodiscus radiatus Ehr.	М					1					
C. rothii (Ehr.) Grun. var. *minor* (Ehr.) Grun.	М				1					1	1
Cosmioneis pusilla (W. Sm.) Mann	П-С					2					
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kutz.) Williams et Round	П-С	5	5	4	5	5	4	4	5	5	5
Cyclotella choctawhatcheeana Prasad	П					2	1	1	2		
C. kuetzingiana Thw. var. *planetophora* Fricke	П					1	1	1	1	2	1
C. kuetzingiana var. *radiosa* Fricke	П					2	1	1	1		
C. meneghiniana Kütz.	П					2	1	1	1	2	1
O. ocellata Pant.	П					1			1		
C. stelligera Cl. et Grun.	П					2	1	1		2	1
Cymbella aspera (Ehr.) Cl.	П	1	2	3	1						1
C. gracilis (Rabh.) Cl.	П					3	3	3	3	3	1
C. naviculoformis (Auersw.) Cl.	П					3	2	3	3		
Diatoma elongatum (Lyngb.) Ag. var. *tenuis* (Ag.) V. H	П					3	3	3	3		
D. tenuis Ag.	П									2	
Diploneis interrupta (Kütz.) Cl.	С-М					2	1	2	2	3	2
D. ovalis (Hilse) Cl.	П-С									1	1
D. smithii (Bréb.) Cl.	С					2	2	2	2	2	2
D. splendida (Greg.) Cl.	М					1	4	2	1		
D. subovalis Cl.	П	1	1								
Encyonema silesiacum (Bleisch in Rabh.) Mann	П						3	2	1		

Вид	Экология	Номер станции									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Eunotia arcus Ehr.	П					1	2	1			
E. bigibba Kütz.	П									3	4
E. bilunaris Mills	П					2	3	2	2		
E. pectinalis (O. F. Müll.?) Rabh. var. *undulata* Ralfs	П					2	3	2	2		
E. praerupta Ehr.	П				1					3	4
E. rhynchocephala Hust.	П					1	3	2		1	1
E. robusta Ralfs var *tetraodon* (Ehr.) Ralfs	П					2	3	4	1	1	1
E. subarcuatoides Alles at all.	П					1	1	2			
Fallacia forcipata (Grev.) Stickle et Mann var. *forcipata*	М					5	5	5	5	1	1
F. forcipata var. *versicolor* (Grun.) Stickle et Mann	М					5	5	5	5	1	1
Fragilaria construens (Ehr.) Grun. var. *subsalina* Hust.	П	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
F. construens var. *venter* (Ehr.) Grun.	П	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
F. exigua Grun.	П-С									5	4
F. pinnata Ehr. var. *elliptica* (Schum.) Carlson	П	6	5	6	6	6	6	6	6	6	6
F. virescens Ralfs var. *subsalina* Grun.	П			6	6	6	6	6	6	6	6
Frustulia rhomboides (Ehr.) D. T.	П					5	3	3	3		
Gomphonema acuminatum Ehr. var. *coronata* (Ehr.) W. Sm.	П									2	3
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Rabh.	П				1						
G. attenuatum (Kütz.) Rabh.	П					2					
G. litorale W. Sm.	М					2					
G. scalpoides (Rabh.) Cl.	П				1	1	1	1	1		
G. scalpoides var. *eximia* (Thw.) Cl.	П					2	1	1			
G. tenuissimum W. Sm.	М					1	2	1	1		
Hantzschia amphioxys (Ehr.) Grun.	П										1
Hyalodiscus scoticus (Kütz.) Grun.	С-М						1	1	1		
Licmophora ehrenbergii (Kütz.) Grun.	С-М									2	1
Luticola mutica (Kütz.) Mann	П-С					3	3	3	4		
Lyrella lyra (Ehr.) Karajeva	М						2	3			
Martyana martyi (Herib.) Round	С	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
M. schulzii (Brock.) Snoeijs	П	6	6	6	6	6	6	6	6	4	4
Mastogloia elliptica (Ag.) Cl.	С				2	2	2	2	2	3	
M. exigua Lewis	С					3					
M. smithii Thw. var. *smithii*	С	4	5	3	4	4	3	3	3	4	3
M. smithii var. *amphicephala* Grun.	С									3	3
Melosira jurgensii Ag.	С-М				5	5	3	3	3	5	4
M. moniliformis (O. Müll) Ag. var. *hispida* Castr.	С-М				5						
M. nummuloides (Dillw.) Ag.	С-М				5	5	4	3	2	5	4
M. varians Ag.	П-С				5	5	5	3	2	5	4
Navicula amphibola Cl.	П-С						2				
N. capitata Ehr. var. *hungarica* (Grun.) Ross	С					3					
N. constricta (Greg.) Grun.	М						2				2
N. cryptocephala Kütz.	П-С						4				
N. digitoradiata (Greg.) A. S.	С-М					3	3	3	3		
N. directa W. Sm.	М					2	1	2	1		
N. hungarica Grun.	П				1						
N. peregrina (Ehr.) Kütz.	С	4	3	2	3	4	2	2	1	5	2

Вид	Экология	Номер станции									
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
N. punctulata W. Sm.	С-М						3				
N. reichardtii (Grun.) Grun. in Cl. et Moll.	С					1	1	1	1		
N. subplacentula Hust.	П					2	2	1	1		
N. variostriata Krasske	П					1	1	1	1		
N. viridula (Kütz.) Kütz. var. *avenaceae* (Bréb.) Grun.	П-С					4	3	1	3		
Neidium ampliatum (Ehr.) Krammer	П					1	1	1	2		
Neofragilaria virescens (Ralfs.) Williams et Round	П	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6
Nitzschia fonticola Grun.	М					2	3	2	2		
N. obtusa W. Sm.	С					3					
N. palea (Kütz.) W. Sm.	П-С					3	3				
N. punctata (W. Sm.) Grun.	П					2					
N. sigma (Kütz.) W. Sm.	С					3	3	2	4	4	2
Paralia sulcata (Ehr.) Cl.	М					2	3			3	3
Petroneis humerosa (Bréb.) Stickle et Mann	С					1	1	1	1	2	2
Pinnularia borealis Ehr. var. *borealis*	П										1
P. borealis var. *restangularis* Carls.	П					1					
P. braunii (Grun.) Cl.	П										1
P. divergens W. Sm. var. *undulata* Herib. et Perag.	П					1	1	1			
P. elegans (W. Sm.) Krammer	П						1		2	2	2
P. gibba Ehr. var. *linearis* Hust.	П					2					
P. globiceps Greg.	П						1				
P. interrupta W. Sm.	П					3	3				
P. krockii (Grun.) Cl.	П					2	2			2	2
P. nodosa (Ehr.) W. Sm.	П					3	2				
P. polyonca (Bréb.) O. Müll. var. *polyonca*	П	2	2	1	2						2
P. polyonca var. *krookei* Grun.	П	1	1	1	1						
P. quadratarea A. S.	М					2	3	3	3	3	3
P. subcapitata Greg.	П			1		2	2	2	3		
P. viridis (Nitzsch.) Ehr.	П-С									2	2
Placoneis clementis (Grun.) Cox	С			1		4					
P. gastrum (Ehr.) Mer.	П					1	2	2			
Pleurosigma angulatum (Queck.) W. Sm. var. *angulatum*	С-М	1								3	3
P. angulatum var. *strigosum* (W. Sm.) Cl.	С-М									2	2
Rhoicosphenia curvata (Kütz.) Grun.	П-С					1					
Rhopalodia gibberula (Ehr.) O. Müll.	С					2	2	2	2	2	2
R. gibberula (Ehr.) O. Müll. var. *vanheurckii* O. Müll.	П-С					1	1		1		
R. musculus (Kütz.) O. Müll.	С					3	3		3		
Sceletonema costatum (Grev.) Cl.	М							2			
Sellaphora pupula (Kütz.) Mer.	П					2	3		3		
Stauroneis anceps Ehr. f. *anceps*	П				1						
S. anceps f. *linearis* (Ehr.) Cl.	П									1	2
S. legumen (Ehr.) Kütz.	П-С									3	2
S. phoenicenteron Ehr.	П					2					
Staurosira construens Ehr.	П	6	6	5	6	6	6	6	6	6	6
S. elliptica (Schum.) Williams et Round	П-С					3	3	2			
Staurosirella pinnata (Ehr.) Williams et Round	П	6	6	6	6	6	6	6	6	6	6

Вид	Экология	Номер станции									
		1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*
Stenopterobia curvula (W. Sm.) Krammer	С					4					
Surirella biseriata Bréb.	П					1	2		2		3
S. constricta W. Sm.	П					3	3	3	3		
S. ovalis Bréb. var. *ovalis*	С				2		5			5	4
S. ovalis Bréb. var. *brightwellia* (W. Sm.) Cl.	С					6	6		6	6	6
Synedra acus Kütz.	П					1	2	2	2	2	2
S. capitata Ehr.	П				2						
Tabellaria flocculosa (Roth.) Kütz.	П	1	2	3	2	2	2	2	2	2	1
Tabularia tabulata (Ag.) Snoeijs	Э	6	6	6	6	6	5	5	5	6	3
Thalassiosira angulata (Greg.) Hasle	М					2	2	1	2		
T. anguste-lineata (A. S.) G. Fryx. et Hasle	С-М					1					1
Trachyneis aspera (Ehr.) Cl. var. *aspera*	М					1	2	2	2		
T. aspera var. *intermedia* Grun.	М					1					
T. aspera var. *vulgaris* Cl.	М						3		1		
Tryblionella apiculata Greg.	М					2	1	3	2		
T. gracilis W. Sm.	П-С					4	3		3		
T. levidensis W. Sm.	П-С						2		2		
T. salynarum (Grun. in Cl.) Pelletan	С					3	3	3	3		
Dinophyta											
Dinophysis norvegica Clap. et Lachm.	М					1	2		1		1
Peridinium sp.	П					1					

Примечание. Экология: П — пресноводные, П-С — пресноводно-солоноватоводные, С — солоноватоводные, С-М — солоноватоводно-морские, М — морские, Э — эвригалинные виды водорослей. Оценка обилия: 1 — единично, 2 — редко, 3 — нередко, 4 — часто, 5 — много, 6 — в массе (Диатомовый анализ, 1949).

C. punctulatum, *Closterium parvulum*, *C. kuetzingii*, *C. regulare*, а также *Desmidium swartzii*, *Cystodinium steinii*, *Micrasterias rotata*, *M. fimbriata*, *Ophiocytium majus*, *O. maximum* и многие диатомовые водоросли. Все эти виды — пресноводные.

Ручей на участке от заторфованного водоема до верхней границы маршевого луга практически всегда пресный. Водоросли на этом участке представлены также пресноводными видами, привнесенными из заторфованного водоема током воды. Частота встречаемости этих видов в ручье уменьшается с увеличением солености воды, т. е. по мере приближения к береговой линии.

Ручей маршевого луга имеет довольно быстрое течение. Это сказывается на жизненных формах водорослей, которые здесь обитают. На участке от середины ручья до самого эстуария очень много колониальных водорослей, прикрепленных к субстрату. Здесь отмечены представители разных отделов: синезеленые (*Rivularia aquatica*), зеленые (*Tetraspora gelatinosa*), диатомовые (*Brebissonia lanceolata*, *Melosira varians*, *M. nummuloides* и *M. jurgensii*). Колонии *Brebissonia lanceolata* имеют бурый цвет и часто сплошным ковром устилают дно ручья. Колонии указанных выше видов *Melosira* тянутся в направлении токов воды в ручье, напоминая «бороды», на протяжении десятков сантиметров. В лужах маршевого луга колонии *Brebissonia lanceolata* и смеси видов *Melosira* в таком обилии не наблюдаются. Колонии *Rivularia aquatica* в массе встречаются не только в ручье, но и в лужах, а также на всей территории маршевого луга, покрывая почву, доски и мелкие камни и образуя сине-зеленые «маты».

Видовой состав водорослей на станции *6* (удаленная от моря лужа) сходен с таковым станций, расположенных в средней части ручья. Доминируют диатомовые

водоросли *Cocconeis placentula*, *Staurosira construens*, *Neofragilaria virescens*, *Staurosirella pinnata*, *Navicula peregrina*, *Martiana martii*, *Mastogloia smithii*, *Melosira jurgensii*, *M. nummuloides*. Обнаружены эвгленовые водоросли *Phacus swirenkoi* и *Euglena* aff. *spirogyra*.

Состав водорослей на станции *7* (лужа, приближенная к морю) очень напоминает уже рассмотренную выше картину распределения водорослей в эстуарии ручья. Водоросли представлены в основном солоноватоводными и солоноватоводно-морскими видами. Из отдела *Bacillariophyta* это *Melosira jurgensii*, *M. nummuloides*, *Navicula peregrina*, *Martyana martyi*, *Tabularia tabulata*, *Surirella ovalis*. Нередко встречаются пресноводные виды диатомовых водорослей (*Staurosira construens*, *Staurosirella pinnata*, *Neofragilaria virescens*), пресноводные зеленые (*Scenedesmus bijugatus*) и синезеленые (*Aphanothece stagnina*) водоросли. Единично отмечены панцири привнесенных морских планктонных форм: *Coscinodiscus rothii* var. *minor* и *Dinophysis norvegica*.

В эстуарной зоне доминируют солоноватоводные и солоноватоводно-морские формы, преимущественно диатомовые (*Cocconeis placentula*, *Achnanthes delicatula*, *A. hauckiana*, *Brebissonia lanceolata*, *Mastogloia smithii*, *Navicula peregrina*). Единично встречаются также морские виды, занесенные из моря (*Distephanus speculum*, *Coscinodiscus radiatus*, *C. rothii* var. *minor*, *Sceletonema costatum*, *Thalassiosira angulata*).

Таким образом, изученные водоемы на о-ве Средний характеризуются постоянным присутствием пресноводных, солоноватоводных видов водорослей и присутствием заносных планктонных морских видов. Частота встречаемости последних в водоемах увеличивается с уменьшением расстояния между водоемом и морем.

Заключение

В водоемах с нестабильной соленостью, расположенных на маршевом лугу о-ва Средний, выявлено 175 видов и 27 внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 91 роду из 7 отделов: *Bacillariophyta*, *Cyanophyta*, *Chlorophyta*, *Xanthophyta*, *Dinophyta*, *Euglenophyta*, *Chrysophyta*. Основу флоры водоемов составляют диатомовые (78.7 %) и зеленые (11 %) водоросли. В водоемах с нестабильной соленостью преобладают пресноводные виды водорослей (54.9 %). Число солоноватоводных и морских видов значительно ниже (по 12 %). Пресноводные виды являются наиболее эврибионтными и наиболее приспособленными к условиям нестабильной солености. Преобладание в водоемах пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов, возможно, связано с тем, что морские планктонные виды водорослей, попадая в такие водоемы, испытывают влияние не только смены осмотического давления, связанного с общей концентрацией солей, но и значительного воздействия рапического фактора, определяемого ионным составом воды. Действие двух этих факторов оказывается летальным для привнесенных в водоемы морских планктонных водорослей и таким образом препятствует их вселению в прибрежные водоемы с нестабильной соленостью.

Флора мелких водоемов с нестабильной соленостью формируется, по-видимому, путем приспособления пресноводных и солоноватоводных форм к условиям повышенной солености.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Водоросли. Справочник / Под ред. Вассер С. П. Киев, 1989. 608 с.

Голлербах М. М., Полянский В. И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Т. 1. Л., 1951. 192 с.

Диатомовый анализ. Л., 1949. Т. 1. 193 с.

Косинская Е. К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л., 1948. 265 с.

Anagnostidis K., Komarek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 — *Oscillatoriales*; 5 — *Stigonematales* // Arch. Hydrobiol. 1988. Suppl. Bd 80. H. 1-4. 150 p. 1990. Suppl. Bd 86. H. 1-4. 150 p.

Atwater B. F., Hemphill-Haley E. Recurrence intervals for Great Earthquakes of the past 3.500 years at Northeastern Willapa Bay, Washington. Washington, 1997. 108 p.
Komarek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2 — *Chroococcales*; 4 — *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. 1986. Suppl. Bd 73. H. 2. 197 p.; 1989. Suppl. Bd 82. H. 3. 180 p.
Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae*. T. 1. *Naviculaceae*. Jena, 1986. Bd 2/1. 857 p.
Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae*. T. 2. *Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae*. Stuttgart; New York, 1988. Bd 2/2. 585 p.
Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae*. T. 3. *Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. Stuttgart; Jena, 1991a. Bd 2/3. 563 p.
Krammer K., Lange-Bertalot H. Süßwasserflora von Mitteleuropa. *Bacillariophyceae*. T. 4. *Achnanthaceae*. Stuttgart; Jena, 1991b. Bd 2/4. 437 p.
Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge, 1990. 706 p.

Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 29 XII 1998

SUMMARY

175 algal species were found in the water bodies of a salt marsh with an unstable salinity along the coast of the Sredny Island (Chupa Bay, Kandalaksha Gulf, the White Sea).

УДК 582.579.2 : 665.347.4

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© В. С. Шнеер

СЕРОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РОДА *IRIS* S. STR. (*IRIDACEAE*)

V. S. SHNEYER. SEROTAXONOMICAL INVESTIGATION OF THE GENUS *IRIS* S. STR. (*IRIDACEAE*)

Исследовано серологическое сходство запасных белков семян 31 вида рода *Iris* s. str. Обнаружено значительное серологическое различие между группами «бородатых» (подрод *Iris*) и «безбородых» (подроды *Limniris* и *Xyridion*) ирисов. Виды подрода *Iris* очень сходны друг с другом и с видами подрода *Crossiris*. Выраженная серологическая гетерогенность безбородых ирисов подтверждает их филогенетическую древность. Виды группы *Unguiculares* наиболее отличаются от всех других исследованных видов. Рассмотрены некоторые вопросы систематики и филогении рода.
Ключевые слова: хемосистематика, серотаксономия, *Iris* s. str, *Iridaceae*.

Проведенное нами ранее иммунологическое исследование запасных белков семян видов рода *Iris* s. l. (Шнеер, 1990) показало, что серологические различия между сегрегатными родами (*Juno*, *Xiphium*, *Iridodictyum*) и таксонами рода *Iris* s. str. (корневищные ирисы с мечевидной пластинкой листа) не выше, чем различия между некоторыми секциями (или подродами) внутри рода *Iris* s. str., которые оказались весьма значительными.

В одной из первых классификаций (Roemer, Schultes, 1817) было обращено внимание на то, что часть видов ирисов несет на наружных долях околоцветника «бородку» из волосков, и эти виды были объединены в группу «*Corollis barbatus*» вместе с несколькими видами, несущими не бородку, а бахромчатый гребень. Виды, лишенные бородки, были отнесены к группе «*Corollis imberbis*», в которой, впрочем, оказались и виды из весьма далеких по современным представлениям родов. Уже через несколько лет I. Tausch (1823) в своей классификации разделил виды с бородкой (секция *Pogoniris*) и виды с гребнем (секция *Lophiris*), а безбородые ирисы

составили 3 секции — *Limniris*, *Xyridion* и *Spathula*, уже не содержавшие «посторонних примесей».

Можно сказать, что все последующее совершенствование системы этой части рода шло по линии перестановок и сочетаний этих 3 групп ирисов; некоторым экзотическим исключением была лишь система F. Alefeld (1863), который оставил в роде *Iris* только группу «бородатых» ирисов.

Несмотря на весьма давнюю таксономическую историю рода *Iris*, в систематике той его части, которую можно отнести к *Iris* s. str., остается немало спорных вопросов о том, какая группа является наиболее древней, о положении в системе видов с гребневидным выростом, о степени генетической близости и таксономическом ранге ряда таксонов. Выявленная нами значительная серологическая гетерогенность корневищных ирисов предоставляет возможность оценить филогенетические отношения в этой группе ирисов.

Материал и методика

Материал (зрелые семена) был любезно предоставлен нам Г. И. Родионенко (Ботанический сад Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН) или

ТАБЛИЦА 1

Расположение исследованных в работе видов ирисов в двух системах рода

B. Mathew (1981)	Г. И. Родионенко (1961)
Subgenus *Iris*	Subgenus *Limniris*
Sect. *Iris* ALB, PAL, SCA	Sect. *Limniris*
Sect. *Psammiris* BLO, HUM	a. subsect *Apogon*
Sect. *Oncocyclus* IBE	ser. *Sibiricae* SIB, BUL
Sect. *Regelia* HOG, KOR, STO	ser. *Prismaticae*
Sect. *Hexapogon* FAL	ser. *Laevigatae* LAE, PSE, VER
Sect. *Pseudoregelia*	ser. *Chinensis*
Subgenus *Limniris*	ser. *Californicae* DGL, MAC, TEN
Sect. *Lophiris* MIL, TCT	ser. *Hexagonae*
Sect. *Limniris*	ser. *Longipetalae* MIS
ser. *Chinenses*	ser. *Tripetalae* SET
ser. *Vernae*	ser. *Vernae*
ser. *Ruthenicae* RUT	b. subsect. *Ensatae* LAC
ser. *Tripetalae* SET	c. subsect. *Tenuifolia* SON
ser. *Sibiricae* SIB, BUL	d. subsect. *Siriacae*
ser. *Californicae* DGL, MAC, TEN	Sect. *Unguiculares* LAZ, UNG
ser. *Longipetalae* MIS	Sect. *Ioniris* RUT
ser. *Laevigatae* LAE, PSE, VER	Subgenus *Xyridion*
ser. *Hexagonae*	Sect. *Xyridion*
ser. *Prismaticae*	ser. *Spuriae* MUS, SOG
ser. *Spuriae* GRA, MUS, SOG	ser. *Gramineae* GRA
ser. *Foetidissimae* FOE	Sect. *Spathula* FOE
ser. *Tenuifolieae* SON	Subgenus *Crossiris* MIL, TCT
ser. *Ensatae* LAC	Subgenus *Iris*
ser. *Siriacae*	Sect. *Iris* ALB, PAL, SCA
ser. *Unguiculares* LAZ, UNG	Sect. *Hexapogon*
	subsect. *Regelia* FAL, HOG, HUM, KOR, STO, BLO
	subsect. *Pseudoregelia*
	subsect. *Oncocyclus* IBE

собран нами в местах естественного произрастания. Образцы семян хранятся в Отделе биосистематики и цитологии БИН РАН.

Водосолерастворимые белки экстрагировали из обезжиренной муки забуференным физиологическим раствором pH 7.0. Для получения антисывороток белки вводили кроликам внутримышечно с полным адъювантом Фрейнда, а также внутривенно или подкожно (несколько инъекций за период 6 или 12 недель). Для каждого реперного вида получали антисыворотку от 2 кроликов, для *I. sibirica* — от 4. Иммуноэлектрофорез и иммунодиффузию (линейную или по Ухтерлони) проводили в агарозо-крахмальном (0.75 и 2.5 % соответственно) геле в борат-фосфатном буфере pH 7.6 (Kloz, Klozova, 1974). Серологическое сходство таксонов определяли, регистрируя образование «шпор» в реакциях иммунодиффузии. Более подробно методы описаны ранее (Шнеер, 1988; Shneyer et al., 1992).

Были исследованы следующие виды (после фамилий авторов даны сокращенные обозначения видов, использованные затем в табл. 1): *I. albertii* Regel ALB., *I. bloudowii* Ledeb. BLO, *I. bulleyana* Dykes BUL, *I. douglasiana* Herb. DGL, *I. falcifolia* Bunge FAL, *I. foetidissima* L. FOE, *I. graminea* L. GRA, *I. hoogiana* Dykes HOG, *I. humilis* Georgi HUM*, *I. iberica* Hoffm. IBE, *I. korolkowii* Regel KOR, *I. lactea* Pall. LAC, *I. laevigata* Fisch. et Mey. LAE, *I. lazica* Alb. LAZ, *I. macrosiphon* Torr. MAC, *I. milesii* Foster MIL, *I. missouriensis* Nutt. MIS, *I. musulmanica* Fomin MUS, *I. pallida* Lam. PAL*, *I. pseudacorus* L. PSE*, *I. ruthenica* Ker-Gawl RUT, *I. scariosa* Willd. ex Link SCA, *I. setosa* Pall. ex Link SET, *I. sibirica* L. SIB*, *I. sogdiana* Bunge SOG*, *I. songarica* Schrenk SON, *I. stolonifera* Maxim. STO, *I. tectorum* Maxim. TCT, *I. tenax* Dougl. TEN, *I. unguicularis* Poir. UNG, *I. versicolor* L. VER. Кроме того, для исследования видов группы *Unguiculares* были использованы также белки видов из сегрегатных родов — *Gynandriris maricoides* (Regel) Nevski, *Hermodactylus tuberosus* Mill., *Juno orchioides* (Carr.) Vved.

Звездочкой отмечены виды, на белки которых были получены антисыворотки (реперные виды). В табл. 1 представлено, как расположены исследованные виды в двух новейших системах рода.

Результаты и обсуждение

В качестве реперных мы использовали виды из двух подродов (Г. И. Родионенко, 1961) «безбородых» и двух подсекций «бородатых» ирисов.

Дифференцирующая способность антисывороток (АС) на белки «безбородых» ирисов оказалась выше, чем на белки «бородатых», причем самой высокой она была у антисыворотки на белки типового вида *Iris sibirica*, поэтому для нее мы приводим все результаты регистрации «шпор» (табл. 2), а для других — только коэффициенты сходства (табл. 3). Обе антисыворотки на белки видов, отнесенных к секции *Limniris* — *I. sibirica* и *I. pseudacorus*, выявили группу видов, обладающих высоким уровнем сходства. Это виды из 6 секций и/или подсекций секции *Limniris*: *I. sibirica*, *I. bulleyana*, *I. lactea*, *I. versicolor*, *I. pseudacorus*, *I. ruthenica*, *I. setosa* и *I. missouriensis* (Si 78—88 % с АС *I. sibirica* и 74—100 % с АС *I. pseudacorus*). Наиболее близок к типовому виду *I. bulleyana* (но не идентичен ему), в то же время эти два вида немного менее сходны с *I.pseudacorus* (Si 74 %), чем другие виды, составившие группу.

От видов этой группы серологически хорошо отличимы виды, отнесенные в системе Родионенко (1961) к подроду *Xyridion*: *I. musulmanica*, *I. sogdiana*, *I. graminea*, *I. foetidissima* (Si 93—100 % с Ас *I. sogdiana*, 60—62 % с АС *I. sibirica* и 47 % с АС *I. pseudacorus*). Вид *I. songarica*, отнесенный Родионенко (1961) к подроду *Limniris*, в наших опытах более сходен с видами подрода *Xyridion* (Si 93 % с АС *I. sogdiana* и 60 % с АС *I. sibirica*).

Весьма неожиданно более низкий уровень сходства со всеми остальными видами «безбородых» ирисов обнаружили виды группы *Californicae* (Si 37—40 % с АС *I. sibirica*). Причем эти виды в отличие от остальных дают двойную «шпору» (перекрест) с белками «бородатых» ирисов (табл. 2), т. е. у *I. sibirica* и «бородатых»,

ТАБЛИЦА 2

Результаты реакций иммунодиффузии с АС *Iris sibirica*: наличие и направление «шпор» и коэффициенты сходства

<table>
<tr><th>Вид</th><th>1</th><th>2</th><th>3</th><th>4</th><th>5</th><th>6</th><th>7</th><th>8</th><th>9</th><th>10</th><th>11</th><th>12</th><th>13</th><th>14</th><th>15</th><th>16</th><th>17</th><th>18</th><th>19</th><th>20</th><th>21</th><th>22</th><th>23</th><th>24</th><th>25</th><th>26</th><th>27</th><th>28</th><th>29</th><th>30</th><th>31</th><th>Si</th></tr>
<tr><td>1. I. sibirica</td><td></td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>100</td></tr>
<tr><td>2. I. bulleyana</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>88</td></tr>
<tr><td>3. I. lactea</td><td>|</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>88</td></tr>
<tr><td>4. I. versicolor</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>87</td></tr>
<tr><td>5. I. laevigata</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>87</td></tr>
<tr><td>6. I. pseudaco-rus</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>|</td><td>0</td><td>—</td><td>×</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>80</td></tr>
<tr><td>7. I. ruthenica</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>82</td></tr>
<tr><td>8. I. setosa</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>83</td></tr>
<tr><td>9. I. missouri-ensis</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>78</td></tr>
<tr><td>10. I. tenax</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>×</td><td>—</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>40</td></tr>
<tr><td>11. I. douglasi-ana</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>0</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>0</td><td>×</td><td>×</td><td>0</td><td>×</td><td>40</td></tr>
<tr><td>12. I. macrosip-hon</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>|</td><td>0</td><td>×</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>×</td><td>—</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>37</td></tr>
<tr><td>13. I. musulma-nica</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>62</td></tr>
<tr><td>14. I. sogdiana</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>60</td></tr>
<tr><td>15. I. graminea</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>—</td><td>×</td><td>×</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>53</td></tr>
<tr><td>16. I. songarica</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>—</td><td>60</td></tr>
<tr><td>17. I. foetidissi-ma</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>—</td><td>—</td><td>×</td><td>—</td><td>×</td><td>—</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>38</td></tr>
<tr><td>18. I. unguicu-laris</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td></td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>0</td><td>8</td></tr>
<tr><td>19. I. lazica</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td></td><td>0</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>0</td><td>10</td></tr>
<tr><td>20. I. milesii</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>×</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>33</td></tr>
<tr><td>21. I. tectorum</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>25</td></tr>
<tr><td>22. I. albertii</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>27</td></tr>
<tr><td>23. I. pallida</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>32</td></tr>
</table>

<table>
<tr><td>24. I. scariosa</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>32</td></tr>
<tr><td>25. I. falcifolia</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>32</td></tr>
<tr><td>26. I. hoogiana</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>0</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>30</td></tr>
<tr><td>27. I. humilis</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>33</td></tr>
<tr><td>28. I. korolkowii</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>×</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>28</td></tr>
<tr><td>29. I. stolonifera</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>0</td><td>30</td></tr>
<tr><td>30. I. bloudowii</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>—</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>0</td><td>30</td></tr>
<tr><td>31. I. iberica</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>|</td><td>×</td><td>×</td><td>×</td><td>|</td><td>|</td><td>0</td><td>|</td><td>×</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td>0</td><td></td><td>30</td></tr>
</table>

Примечание. «|» — белок таксона, указанного вверху, дает «шпору» в направлении белка, указанного слева, т. е. он имеет больше общих антигенных детерминант с реперным белком; «—» — белок таксона, указанного слева, дает «шпору» в направлении белка, указанного вверху, и имеет больше общих детерминант с реперным белком; «×» — «шпоры» перекрещиваются, оба белка имеют разные общие детерминанты с реперным белком; «0» — «шпор» нет, белки сходны относительно данной антисыворотки. Коэффициент сходства Si (%) = (Sr : Sc) · 100, где $S = \Sigma(\text{I}) + 1/2\,\Sigma(\times + 0)$ для каждого вида; r — реперный вид, c — сравниваемый вид.

возможно, есть общие антигенные детерминанты, отсутствующие у тихоокеанских видов (группа *Californicae*). Двойные «шпоры» с «бородатыми» ирисами образовали и белки *I. foetidissima* — весьма своеобразного вида, имеющего семена с кораллово-красной мясистой кожурой. Этот вид однажды даже было предложено выделить в отдельный род *Spathula* (Fourrier, 1869; цит. по: Родионенко, 1961). Все же серологически он весьма сходен с остальными «безбородыми» видами. Из исследованных видов «безбородых» наименьшее сходство с реперными видами обнаружили *I. lazica* и *I. unguicularis* (Si около 10 %).

Столь высокий уровень серологической гетерогенности «безбородых» ирисов свидетельствует о том, что вряд ли их можно отнести к одной секции, как это сделано в системе Mathew (1981), и иерархическая структура таксона, их объединяющего, должна быть более сложной, чем просто разделение на ряды. Наши данные более согласуются с системой Родионенко (1961), разделившего их на 2 подрода, хотя состав подродов не полностью подтверждается нашими результатами. Выявленная гетерогенность «безбородых» также подтверждает мнение Родионенко (1961), согласно которому они представляют собой наиболее филогенетически древнюю группу ирисов. Вероятно, такой точки зрения придерживался и W. R. Dykes (1913), поставивший «безбородые» в начале системы, тогда как в основания систем G. H. M. Lawrence (1953) и Mathew (1981) помещены «бородатые» ирисы.

На фоне различий, выявленных среди «безбородых» ирисов, выглядит знаменательной полная серологическая идентичность всех исследованных видов «бородатых» ирисов, принадлежащих к 5 секциям Mathew (1981). Не только сыворотки на белки «безбородых» ирисов, но и сыворотки на белки «бородатых» (*I. pallida* и *I. humilis*) в данном наборе таксонов практически только отличали виды «бородатых» ирисов от «безбородых» (белки всех «бородатых» дают «шпору» в сторону всех «безбородых»), при этом виды «бородатых» из разных секций серологически идентичны, т. е. не выявлено никаких различий между видами разных секций. Серологически очень близкими к «бородатым» оказались изученные нами виды с гребне-

ТАБЛИЦА 3

Серологические коэффициенты сходства Si видов рода *Iris*

Вид	Антисыворотка			
	SIB	PSE	SOG	PAL, HUM
I. sibirica	100	74	75	38
I. bulleyana	88	74	75	38
I. lactea	88	100	75	38
I. versicolor	87	100	75	38
I. laevigata	87	100	75	38
I. pseudacorus	80	100	75	38
I. ruthenica	83	100	75	38
I. setosa	78	100	75	38
I. missouriensis	40	100	75	38
I. tenax	40	47	75	38
I. douglasiana	40	47	28	38
I. macrosiphon	37	—	—	—
I. musulmanica	62	47	100	38
I. sogdiana	60	47	100	38
I. graminea	53	47	93	38
I. songarica	60	47	93	38
I. foetidissima	38	47	93	38
I. unguiculares	8	—	—	—
I. lazica	10	—	—	—
I. milesii	33	20	22	100
I. tectorum	25	—	22	100
I. albertii	27	20	22	100
I. pallida	32	20	22	100
I. scariosa	32	20	22	100
I. falcifolia	32	20	22	100
I. hoogiana	30	20	22	100
I. humilis	33	20	22	100
I. korolkowii	28	20	22	100
I. stolonifera	30	20	22	100
I. bloudowii	30	20	22	100
I. iberica	30	20	22	100

видным выростом (*I. milesii* и *I. tectorum*), белки которых дают реакцию идентичности с белками «бородатых» в реакциях с АС *I. palliada* и *I. humilis*. В реакциях с АС *I. sibirica* их Si — 25—33 %, т. е. примерно столько же, сколько у «бородатых». Эта группа занимала в системах рода самостоятельное положение (Bentham, Hooker, 1883; Dykes, 1913; Родионенко, 1961), сближалась с «безбородыми» (Lawrence, 1953; Mathew, 1981) или с «бородатыми» (Roemer, Schultes, 1817) ирисами. Наши данные по этому вопросу наиболее согласуются с системой J. Roemer, F. Schultes (1817).

Проведенное ранее сравнение последовательностей ДНК ирисов методом гибридизации in vitro также выявило у «бородатых» ирисов высокий уровень сходства как повторяющихся (Шнеер, Антонов, 1975), так и уникальных (Antonov et al., 1988) последовательностей. Как показывает накопленный в последние годы молекулярной систематикой огромный материал, уровень дивергенции таксонов, выявляемый на молекулярном уровне, не всегда совпадает с дивергенцией морфологических признаков (Шнеер, 1991). Однако в нашем случае возможно другое объяснение. Авторы большинства классификаций придают большое значение морфологическим различиям между разными группами «бородатых». Однако, если проследить историю разде-

ТАБЛИЦА 4

Разделение групп ирисов на субтаксоны в системах разных авторов (виды с гребневидным выростом и *I. dichotoma* не учитываются)

Автор системы	Ирисы	
	«бородатые»	«безбородые»
Tausch, 1823	1 секция	3 секции
Spach, 1846	3 подрода	7 подродов
Bentham, Hooker, 1883	3 подсекции	1 подсекция
Dykes, 1913	4 секции	1 секция
Lawrence, 1953	4 подсекции	2 подсекции
Родионенко, 1961	2 секции и 3 подсекции 1 подрода	5 секций и 4 подсекции 2 подродов
Mathew, 1981	6 секций	17 рядов 1 подрода

ления основных групп ирисов на субтаксоны (табл. 4), можно заметить, что более ранние авторы — Tausch (1823), E. Spach (1846) — в большей степени дробили «безбородые», чем «бородатые», но в дальнейшем возобладала обратная тенденция (за исключением системы Родионенко). Уже Dykes (1913) относил «бородатые» ирисы к 4 секциям, G. Lawrence (1952) — к 4 подсекциям, Родионенко (1961) — к 2 секциям, одна из которых разделена на 3 подсекции. Наконец, у Mathew (1981) «бородатые» оказались разделенными на 6 таксонов, каждому из которых придан ранг секции. Между тем, как заметили G. Lawrence и R. Randolph (1959), классификация ирисов всегда была тесно связана с их культивированием. А в культуре обычно большее внимание уделялось «бородатым» ирисам. Видимо, поэтому признакам, которыми различаются некоторые их группы, придается большой таксономический вес. На наш взгляд, молекулярное сходство всех «бородатых» ирисов свидетельствует о том, что вес этих признаков завышен, и эта группа более однородная и молодая, чем «безбородые» ирисы.

«Безбородые» ирисы очень гетерогенны экологически: среди них есть гидрофиты (*I. pseudacorus*, *I. laevigata*) и псаммофиты (*I. lactea*), виды холодостойкие (*I. setosa*, *I. ruthenica*) и выносящие жару (*I. songarica*) и засоленность почвы (*I. lactea*). Только обладая существенным генетическим полиморфизмом, достаточно длительным временем его формирования и реализации связанных с ним преимуществ, могла эта группа растений заселить столь различные местообитания в Евразии и Северной Америке. И на морфологическом уровне гетерогенность «безбородых» хорошо выражена как в строении вегетативных (корневище, лист), так и генеративных (пестик, трубка околоцветника, семя) органов. По строению семени «безбородые» ирисы можно определить до ряда, а иногда и до вида. Рассмотрение результатов анатомического исследования листа ирисов (Wu, Cutler, 1985) показывает, что гетерогенность группы «безбородых» по многим из многочисленных изученных признаков значительно превосходит таковую у «бородатых» ирисов.

Гетерогенность «безбородых» ирисов подтверждается многолетней историей попыток их гибридизации. Практически фертильные гибриды удавалось получать, только если скрещивались виды, принадлежащие к одному ряду, и то не всегда (Simonet, 1951). К типовому ряду *Sibiricae* принадлежат виды с 2n = 28 (в том числе *I. sibirica*) и с 2n = 40 (в том числе *I. bulleyana*). Виды с одинаковым числом хромосом скрещиваются хорошо, а с разным — плохо (Kitton, 1965). Многократные попытки получить фертильные гибриды между *I. pseudacorus* и *I. versicolor* (ряд *Laevigatae*) не дали результатов (Sawyer, 1925). Все гибриды от скрещивания 40-хромосомных видов из ряда *Sibiricae* с 40-хромосомными видами ряда *Californicae* были стерильны, и цитологические исследования показали, что в мейозе половина элементов не конъюгирует, т. е. хромосомные различия весьма велики (Simonet, 1951).

«Бородатые» ирисы легко гибридизируют. В пределах одной секции без труда получаются фертильные гибриды. Амфидиплоидные гибриды между видами с разным

числом хромосом известны в природе, их с успехом получают и между секциями (Simonet, 1956). Виды с гребневидным выростом и «бородатые» легко гибридизируют, давая полноценные семена (Родионенко, 1961).

Выдающийся специалист в области серотаксономии проф. U. Jensen и его коллеги на основании многолетней работы с разными группами растений, и в частности с семействами *Ranunculaceae* и *Asteraceae*, склонны полагать, что виды одного («хорошего») рода серологически идентичны (Jensen, 1968; Fischer, Jensen, 1992). Однако при изучении крупных полиморфных родов нередко выявляются значительные серологические различия между видами в пределах рода (Hillerbrand, Fairbrothers, 1969; Cristofolini, 1989). Это мы обнаружили и в роде *Iris*, где картину, типичную для «хорошего» рода, дали лишь «бородатые» виды, серологически очень отличные от «безбородых». В таксономической истории рода была попытка оставить в роде только группу «бородатых» (Alefeld, 1863). «Безбородые» виды вместе с *Juno* и *Iridodictyum* были отнесены этим автором к роду *Neubeckia*, характеризующемуся, как считает Родионенко (1961), поразительной искусственностью. Наши данные свидетельствуют, что желание Alefeld (1863) отделить «бородатые» ирисы имело под собой некоторую почву, хотя в настоящее время это вряд ли возможно по причинам исторического характера.

Что касается «безбородых», то хотя они и не идентичны серологически, уровень их серологического сходства между собой существенно выше, чем с «бородатыми», за исключением видов ряда *Unguiculares*. Нужно сказать, что среди изученных нами ирисов оказались 4 вида, белки которых давали не 2 главных полосы преципитации, как все, а одну. Сначала мы обнаружили это явление у видов секции *Unguiculares* (*I. lazica* и *I. unguicularis*) и посчитали характерной особенностью этих видов (Шнеер, Кутявина, 1988). Однако позже такая же картина была найдена у *I. macrosiphon* (ser. *Californicae*) и *I. tectorum* (subgen. *Crossiris*). У других исследованных видов этих секций присутствует по 2 полосы. В линейной постановке реакции иммунодиффузии казалось, что белки *I. douglasiana* и *I. tenax* дают шпору с белком *I. macrosiphon* (все 3 вида из ser. *Californicae*), но при постановке реакции по Ухтерлони стало четко видно отсутствие одной полосы. Было проверено по несколько образцов семян, и у всех образцов *I. douglasiana* было по 2 полосы, а у образцов *I. macrosiphon* — по одной. Такое же различие было обнаружено между 2 изученными видами подрода *Crossiris* — *I. milesii* (2 полосы) и *I. tectorum* (1 полоса). Очевидно, в данном случае число полос не может служить таксономическим признаком группы видов, и наличие одной полосы вместо двух нельзя трактовать как значительное генетическое различие.

Тем не менее тщательное изучение реакций Ухтерлони с участием белков *I. lazica* и *I. unguicularis* показало, что практически все другие исследованные виды дают «шпору» в сторону этих белков, что свидетельствует о наименьшем количестве в белках видов секции *Unguiculares* общих антигенных детерминант с реперными видами ирисов. Однако когда мы исследовали образование шпор между белками *I. lazica* или *I. unguicularis* и белками сегрегатных родов *Gynandririris*, *Hermodactylus*, *Juno*, то оказалось, что виды группы *Unguiculares* все же более сходны серологически с реперными видами ирисов, чем виды сегрегатных родов.

Родионенко (1961), характеризуя виды группы *Unguiculares*, указал на ряд особенностей, отличающих их от других ирисов, — отсутствие нектаротеки, наличие у трубки околоцветника своеобразной перемычки и резко уплощенных тычиночных нитей, образующих подобие чехла вокруг нерассеченной части столбика пестика. W. Schulze (1965) в результате палинологического изучения ирисов предложил выделить эту группу в отдельный род *Siphonostylis*. Однако позже японский исследователь C. Chuma (1970), проанализировав пыльцу ряда азиатских ирисов (в том числе *I. unguicularis*), пришел к выводу, что у ирисов палинологические признаки весьма вариабельны и не имеют большого таксономического веса и что отделять группу *Unguiculares* от ирисов нецелесообразно.

Обнаруженные нами значительные серологические различия между видами секции (или ряда) *Unguiculares* и всеми другими видами рода свидетельствуют о возможности выделения этой секции в самостоятельный род.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Родионенко Г. И. Род Ирис — *Iris* L. М.; Л., 1961. 215 с.

Шнеер В. С. Иммунохимический метод сравнения белков в систематике растений // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 8. С. 1073—1085.

Шнеер В. С. Серотаксономическое изучение рода *Iris* s. l. (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 804—809.

Шнеер В. С. Хлоропластная ДНК как источник информации для систематики высших растений // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 12. С. 1657—1673.

Шнеер В. С., Антонов А. С. Гомологии в ДНК видов рода *Iris* L. // ДАН СССР. 1975. Т. 222. № 3. С. 247—250.

Шнеер В. С., Кутявина Н. Г. О положении видов *I. lazica* Alb. и *I. unguicularis* Poir. в системе рода *Iris* // Тез. VIII Съезда ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 39.

Alefeld F. Über die Gattung *Iris* L. // Bot. Ztg. 1863. Bd 21. S. 289—291, 296—298.

Antonov A. S., Valiejo-Roman K. M., Pimenov M. G., Beridze N. A. Non-equivalency of genera in *Angiospermae*: evidence from DNA hybridization studies // Plant Syst. Evol. 1988. Vol. 161. N 1. P. 155—168.

Bentham G., Hooker J. D. Irideae // Genera Plantarum. London, 1883. Vol. 3. P. 681—710.

Chuma C. Palynological notes on the Asiatic species of the genus *Iris* // J. Japan Bot. 1970. Vol. 45. N 9. P. 275—288.

Cristofolini G. A serological contribution to the systematics of the genus *Lupinus* (*Fabaceae*) // Plant Syst. Evol. 1989. Vol. 166. N 3-4. P. 265—278.

Dykes W. R. The genus *Iris*. Cambridge, 1913. 249 p.

Fischer H., Jensen U. Utilisation of proteins to estimate relationships in plants: serology — a discussion based on the *Asterideae* — *Cichoriideae* // Belg. Journ. Bot. 1992. Vol. 25. N 2. P. 243—255.

Hillerbrand G. R., Fairbrothers D. E. Phytoserological systematic survey of the *Caprifoliaceae* // Brittonia. 1969. Vol. 22. N 5. P. 125—133.

Jensen U. Serologische Beiträge zur Systematik der *Ranunculaceae* // Bot. Jahrb. 1968. Bd 88. H. 2-3. S. 204—304.

Kitton M. E. The *Sibirica* subsection // Symposia internazionale dell'iris. Firenze, 1965. P. 177—186.

Kloz J., Klozova E. The protein euphaseolin in *Phaseolineae* — a chemotaxonomical study // Biol. Plantarum. 1974. Vol. 16. N 4. P. 290—300.

Kohlein F. Iris. Stuttgart, 1981. 360 p.

Lawrence G. H. M. A reclassification of the genus *Iris* // Gentes Herbarum. 1953. Vol. 8. Fasc. 4. P. 346—365.

Lawrence G. H. M., Randolph L. F. The classification of irises // Garden irises. Ithaca, New York, 1959. P. 133—160.

Mathew B. The *Iris*. London, 1981. 202 p.

Roemer J., Schultes F. Systema vegetabilum. Studgardtiae, 1817. Vol. 1. P. 456—482.

Sawyer M. L. Crossing *Iris pseudacorus* and *I. versicilor* // Bot. Gaz. 1925. Vol. 79. N 1. P. 60—72.

Schulze W. Siphonostylis, eine neue Gattung der *Iridaceae* // Plant Syst. Evol. 1965. Vol. 112. H. 3. S. 331—343.

Shneyer V. S., Borschtschenko G. P., Pimenov M. G., Leonov M. V. The tribe *Smyrnieae* (*Umbelliferae*) in the light of serotaxonomical analysis // Pl. Syst. Evol. 1992. Vol. 182. N 1. P. 135—148.

Simonet M. Sur la meiose de quelques hybrides d'*Iris* Apogon. I. Hybrides *Sibiricae*, *Chrysographes*, *Californicae* et *Setosae* // C. r. Acad. Sci., Paris, 1951. T. 233. N 25. P. 1665—1967.

Simonet M. Nouveaux hybrides d'*Iris* pogoniris // Ann. Sci. Nat. 1956. Ser. 11. T. 17. Fasc. 2. P. 269—307.

Spach E. Revisio generis *Iris* // Ann. Sci. Nat. 1846. Ser. 3. N 5. P. 89—111.

Tausch I. F. Hortus canalius seu plantarum rariorum. Pragae, 1823. T. 1. 26 p.

Wu Q.-G., Cutler D. F. Taxonomic, evolutionary and ecological implications of the leaf anatomy of rhizomatous *Iris* species // Bot. J. Linn. Soc. 1985. Vol. 90. N 3. P. 253—303.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 11 III 1999

SUMMARY

Serological similarity of seed storage proteins of 31 species referred to the genus *Iris* s. str. has been studied. Bearded (subgenus *Iris*) and beardless (subgenera *Limniris* and *Xyridion*) irises are very dissimilar serologically. Species of the subgenus *Iris* are similar to each other and to those of the subgenus *Crossiris*. Great serological heterogeneity of beardless species suggests their ancient age. Species of *Unguiculares* group appear to be the most distant from all other taxa investigated. Some taxonomic and phylogenetic problems in the genus are discussed.

УДК 582.715 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© В. В. Бялт

ЧТО ТАКОЕ *SEDUM TELEPHIUM* δ. *PLURICAULE* (*CRASSULACEAE*)?

V. V. BYALT. WHAT IS *SEDUM TELEPHIUM* δ. *PLURICAULE* (*CRASSULACEAE*)?

Показано, что *Sedum telephium* L. var. *pluricaule* Maxim. не является базионимом *S. pluricaule* Kudo (=*Hylotelephium pluricaule* (Kudo) H. Ohba), как это полагали некоторые авторы, а представляет собой одну из разновидностей *Hylotelephium triphyllum* (*H. purpureum*). В связи с этим предложена новая комбинация *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub var. *pluricaule* (Maxim.) Byalt и выбран лектотип.

Ключевые слова: *Sedum*, *Hylotelephium*, новая комбинация.

В 1923 г. с северного Сахалина Y. Kudo (1923) описал новый вид из рода *Sedum* L. под названием *S. pluricaule* Kudo. Из диагноза вида следует, что он достаточно близок к *Hylotelephium cyaneum* (Rud.) H. Ohba (*Sedum cyaneum* Rud.), довольно широко распространенному на Дальнем Востоке и заходящему в Восточную Сибирь. В частности, по этому поводу Kudo (1923: 40) пишет: «Proximum videtur *Sedo cyaneo* Rudolph, sed differt petalis non ovatis, sepalis multo minoribus, foliis inferne suboppositis». В то же время Kudo, хотя и с некоторым сомнением, сближает свой вид с описанной еще К. И. Максимовичем (Maximowicz, 1883) разновидностью *Sedum telephium* L. δ. [var.] *pluricaule* Maxim. (Kudo ставит эту разновидность в синонимы к своему виду со знаком равенства и вопроса одновременно). В таком понимании данной разновидности Kudo, по-видимому, следует K. Miyabe и T. Miyake (1915: pl. VI, fig. 5, 6), которые привели рисунок *S. telephium* δ. *pluricaule*. Растение, изображенное на нем, как нам представляется, достаточно хорошо соответствует описанию именно *S. pluricaule*: корни без утолщений, стебли в основании ползучие или приподнимающиеся, многочисленные, листья густо расположенные и также многочисленные, обратнояйцевидные, цельнокрайные и т. п. Кроме того, Kudo подчеркивает довольно значительную удаленность своего вида от *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub (*H. purpureum* (L.) Holub). В частности, он пишет: «Multo differt *Sedo Telephio* et speciei hujus varietatibus omnibus habitu speciale» (Kudo, 1923: 40). Очевидно, что данная разновидность не может быть базионимом *Sedum pluricaule*. Однако А. Г. Борисова (1939) во «Флоре СССР» относит *S. telephium* L. δ. *pluricaule* Maxim. в синонимы к *S. pluricaule* без всякого сомнения и, судя по описанию и приведенному рисунку (Борисова, 1939: табл. 4, рис. 3), это то же растение, которое имел в виду Kudo. В таком понимании этой разновидности *S. telephium* var. *pluricaule* должна была бы являться базионимом *S. pluricaule*. Позднейшие авторы следуют Борисовой в безоговорочном сближении этих двух таксонов, в том числе и H. Ohba (1977), который первым выделил *S. pluricaule* вместе с другими видами subgen. *Telephium* (S. F. Gray) R. F. Clausen рода *Sedum* в отдельный род *Hylotelephium* H. Ohba: *H. pluricaule* (Kudo) H. Ohba.

Хотя описание разновидности у Максимовича (Maximowicz, 1883: 142) состоит лишь из нескольких строк: «δ. *pluricaule*: humilis gracilius pluricaule, folia frequentibus

quam in praecedentibus subintegra, petala purpurascentia 4—5 mm longa», название является вполне законным. При первоописании приведены многочисленные образцы (синтипы), относящиеся к данному таксону: «Sibiria orientalis: Kirensk ad Lenam, Ishiga (Kruhs); Kamtschatka (Postels, Kusmistschew); Tigil (Lewicky), Paratun (Stubendorff); Sachalin (F. Schmidt); Manchuria borealiorientalis ad promont. Lazarew (ipse)» (Maximowicz, 1883: 142). Бóльшая часть этих образцов хранится в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) в Санкт-Петербурге (в секторе Сибири и Дальнего Востока). Так как Kudo не мог видеть синтипы var. *pluricaule*, то вполне понятны его сомнения по поводу идентичности *S. pluricaule* и разновидности Максимовича. Они имеют под собой серьезную основу, так как совершенно очевидно, что эти растения очень близки к *H. triphyllum*, хотя и имеют некоторые отличия. Причем эти отличия ни в коей мере не сближают данный таксон ни с *H. pluricaule*, ни с *H. cyaneum* (который наиболее близкородствен последнему). Возможно, называя свою разновидность «*pluricaule*», Максимович хотел подчеркнуть ее отличие от приведенной здесь же *S. telephium* L. β. *purpureum* L. (=*Hylotelephium triphyllum*), у которой: «caulis subsolitarius erectus», т. е., по мнению Максимовича, у β. *purpureum* стебли в основном одиночные, а у δ. *pluricaule* они более многочисленные (судя по типовым образцам, их от 2 до 3—4, хотя имеются растения лишь с одним стеблем). То же самое можно сказать и о высоте этих растений: у δ. *pluricaule* стебли значительно ниже (20—25 см против 30—60 у β. *purpureum*), но значительно выше, чему у *H. pluricaule* (5—10 см). Листья у β. *pluricaule*, как пишет сам автор, похожи на листья β. *purpureum*, но слабо зубчатые, либо совсем цельнокрайные, причем они не столь многочисленные и не скучены в нижней части побегов, как у *H. pluricaule*, и значительно крупнее.

Очевидно, что *S. telephium* L. δ. [var.] *pluricaule* Maxim. значительно отличается от *S. pluricaule* Kudo (=*H. pluricaule* (Kudo) H. Ohba); она должна быть исключена из его синонимов и тем более не может считаться его базионимом. В тоже время большинство признаков сближают эту разновидность с *H. triphyllum* (*H. purpureum*), хотя и нельзя говорить об их полной идентичности. Они отличаются между собой прежде всего высотой стеблей, их количеством и рядом мелких признаков в строении цветка. Поэтому нам представляется целесообразным отличать эту форму от типичного *H. triphyllum* в качестве разновидности: **H. triphyllum (Haw.) Holub var. pluricaule (Maxim.) Byalt comb. nov.** — *Sedum telephium* L. δ. *pluricaule* Maxim. 1883, Bull. Ac. Sci. St.-Petersb. 29: 142.

В качестве лектотипа нами выбран образец с собственным карандашным рисунком Максимовича на этикетке.

Лектотип (Бялт, h. l.): «Insul Ogibi in Cap Lazareff. Fl. Amur. Maximowicz, 1 VIII 1854» (LE!) (крайнее левое растение на листе).

Эта разновидность распространена спорадически на Дальнем Востоке и в Восточной Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Борисова А. Г. Сем. *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 8—134.

Kudo Y. A contribution to our knowledge of the flora of Northern Saghalin // Journ. Coll. Agric., Hokkaido Imp. Univ. Sapporo, Japan. 1923. Vol. 12. Pt 1. P. 40.

Maximowicz C. J. Diagnoses Plantarum Novarum Asiaticarum // Bul. de l'Acad. Imp. Sci. St.-Petersburg, 1883. Vol. 29. P. 51—228.

Miyabe K., Miyake T. The flora of Sakhalin. Toyohara, Sakhalin gov., 1915. 648 p.

Ohba H. The taxonomical status of *Sedum telephium* and its allied species (*Crassulaceae*) // Bot. Mag. Tokyo, 1977. Vol. 90. P. 41—56.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: byalt@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 16 IV 1998

SUMMARY

Sedum telephium L. var. *pluricaule* Maxim. is not a basionym of *S. pluricaule* Kudo (=*Hylotelephium pluricaule* (Kudo) H. Ohba) as some authors believed. It is rather one of the varieties of *Hylotelephium triphyllum* (*H. purpureum*). In this connection, a new combination, *Hylotelephium triphyllum* (Haw.) Holub var. *pluricaule* (Maxim.) Byalt and a lectotype are proposed.

УДК 582.475.2 : 581.15 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© С. Н. Горошкевич

О ВОЗМОЖНОСТИ ЕСТЕСТВЕННОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ *PINUS SIBIRICA* И *PINUS PUMILA* (*PINACEAE*) В ПРИБАЙКАЛЬЕ

S. N. GOROSHKEVICH. ON THE POSSIBILITY OF NATURAL HYBRIDIZATION BETWEEN *PINUS SIBIRICA* AND *PINUS PUMILA* (*PINACEAE*) IN BAIKAL REGION

На обращенном к оз. Байкал склоне западного Хамар-Дабана в насаждении *Pinus sibirica* с подлеском из *Pinus pumila* найдены и описаны 2 особи, занимающие четко промежуточное положение между этими видами по комплексу морфологических признаков, характеризующих жизненную форму, скорость роста, структуру побегов, хвои и шишек. Это позволяет предположить, что такие особи являются гибридами первого поколения.

Ключевые слова: гибридизация, *Pinus sibirica, Pinus pumila.*

Байкальская часть Сибири расположена на стыке 3 флористических областей и традиционно рассматривается как район массовой естественной гибридизации (Бобров, 1961, и др.) Именно здесь по крайней мере с раннего плейстоцена (Белова, 1978) перекрываются и ареалы 2 близкородственных видов *Pinus* из подсекции *Cembrae* — сосны сибирской *P. sibirica* Du Tour и кедрового стланика *P. pumila* (Pall.) Regel. Описаны десятки типов ассоциаций с их совместным произрастанием (Тюлина, 1976; и др.).

Известно, что виды *Pinus* из одной подсекции обычно очень легко скрещиваются между собой с образованием фертильных гибридов (Райт, 1978; и др.). Однако почти за 70 лет со времени первого упоминания о возможности естественной гибридизации *P. sibirica* и *P. pumila* (Сукачев, 1929) найдено всего несколько особей предположительно гибридного происхождения (Поздняков, 1952; Галазий, 1954; Моложников, 1975). Во многих современных сводках это явление отрицается (Бобров, 1978; Lanner, 1990; Хоментовский, 1995).

В начале октября 1996 г. при маршрутном обследовании естественных насаждений обращенного к оз. Байкал макросклона западного Хамар-Дабана нами было обнаружено 2 растения, занимающих явно промежуточное положение между *P. sibirica* и *P. pumila* по целому ряду морфологических признаков. У нас не было времени и возможностей для детальных исследований в этом районе. Тем не менее мы сочли целесообразным опубликовать собранный небольшой по объему материал, чтобы привлечь внимание исследователей к интересной и нерешенной пока проблеме взаимоотношений 2 видов подсекции *Cembrae* в байкальском регионе.

Материал и методика

Материал был собран в долине р. Слюдянки в 10 км к юго-западу от ее устья, около 600 м над ур. м. Кедровник бруснично-зеленомошный с кедровым стлаником расположен на крутом (до 45°) северо-западном склоне долины. Почва мелкая, щебнистая, многочисленны угловатые обломки кристаллической материнской породы. Моховый покров мощный (10—12 см живой и 12—15 см отмерший). В травя-

но-кустарничковом ярусе преобладают брусника *Vaccinium vitis-idaea* L. и черника *V. myrtillus* L. (проективное покрытие соответственно 40—50 и 20—25 %). В подлеске доминируют кедровый стланик и золотистый рододендрон *Rhododendron aureum* Georgi (сомкнутость соответственно 0.5 и 0.4). Высота *Pinus pumila* 2.0—2.5 м, возраст 100—150 лет. Состав древостоя 7К2Л1П. Сомкнутость крон неравномерная от 0.2—0.3 до 0.6—0.7. Класс бонитета IV. Средняя высота *P. sibirica* 17—18 м, диаметр ствола 23—26 см., возраст 150—200 лет.

Два промежуточных по морфологическим признакам растения располагались на расстоянии 30 м друг от друга. В дальнейшем мы для краткости называем их «гибридами», заключая это слово в кавычки, так как для доказательства их гибридного происхождения, безусловно, требуются специальные исследования. Кроме них для описания, измерений и сбора образцов использовали по 10 плодоносящих растений *P. sibirica* и *P. pumila*, расположенных в радиусе 30—40 м от местоположения «гибридов».

У каждого из 22 растений был описан габитус, определена жизненная форма (по И. Г. Серебрякову, 1962), измерены высота, диаметр ствола или стволов-ветвей, а также диаметр кроны. Для определения возраста и хода роста по диаметру у *P. sibirica* буравом Пресслера на высоте 20 см от основания были взяты керны, а у *P. pumila* и «гибридов» на этом же расстоянии от основания — спилы крупнейшего из стволов-ветвей. Линейный прирост и структуру годичного побега изучали на примере стабильно плодоносящих ветвей. С каждого растения было взято по 3—5 таких ветвей, включавших в себя 8—10 последних годичных побегов. Размер и внутреннее строение хвои исследовали на женских побегах 1996 г. Для этого использовали по 5—10 хвоинок из средней части 3—5 побегов каждого растения. Поперечные срезы в средней части хвоинки делали на замораживающем микротоме. Временные препараты рассматривали и измеряли под микроскопом при 200-кратном увеличении. На каждом препарате было измерено 15—20 клеток мезофилла. По 5—10 однолетних шишек (озими) с каждого растения использовали для определения их цвета, размера и структуры. Достоверность различий (при $P = 0.95$) между выборочными средними определяли при помощи дисперсионного анализа (методом линейных контрастов Шеффе).

Результаты

Габитус, размер, скорость роста. Все 10 особей *P. sibirica* представляли собой прямостоячие деревья (рис. 1). Даже у тех из них, которые располагались на крутом склоне, ствол от самого основания был строго вертикальным. Соотношение высоты, диаметра ствола и площади горизонтальной проекции кроны были обычными для деревьев лесного типа.

Все 10 особей *P. pumila* были стелющимися, вегетативно подвижными, аэроксильными кустарниками. Их форма варьировала от чашевидной до висячей (Хоментовский, 1995) в зависимости от крутизны склона. Структура кустов была обычной для *P. pumila* из лесного пояса. Она детально описана В. Н. Моложниковым (1975). Средний диаметр кроны от 2 м в возрасте 60—70 лет до 8—10 м. У кустов с кроной более 3—4 м в диам., имевших возраст более 100 лет, отмечено массовое укоренение стелющихся ветвей. Предельный возраст, достоверно определенный по числу годичных колец на спиле, составил 130 лет. У более старых кустов с кроной 6—10 м в диам. основания стволов были либо поражены сердцевинной гнилью, либо оказались полностью сгнившими и определение возраста стало невозможным.

Жизненную форму «гибридов» мы определили как вегетативно неподвижный, аэроксильный, прямостоячий кустарник. Один из них был расположен на относительно крутом (30—35°) склоне и имел возраст около 60 лет (в дальнейшем мы называем его «молодой гибрид»). Он состоял из 5 стволов-ветвей, отходящих от компактного (5—10 см) «узла кущения», расположенного в 3—5 см над поверхностью мохового покрова. Угол отклонения ветвей-стволов от вертикали варьировал

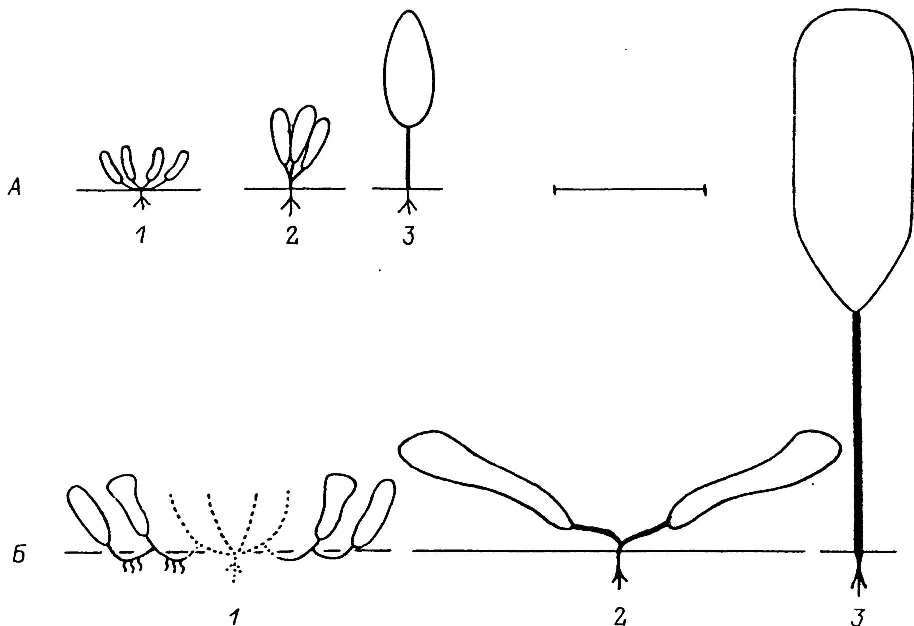


Рис. 1. Схема вертикальной проекции стволов и крон.

Возраст, лет: *А* — 60, *Б* — 200. *1* — *Pinus pumila*, *2* — «гибрид», *3* — *P. sibirica*. Пунктиром изображены отмершие стволы и корни. Масштабная линейка — 5 м.

от 10—15° у самого крупного до 30—35° у остальных. Характерной особенностью стволов-ветвей была их слабая изогнутость. Расстояние от середины стволов-ветвей до условной прямой линии, соединяющей их вершину и основание, было в 3—4 раза меньше, чем у таких же по общей длине стволов-ветвей кедрового стланика.

Второе «гибридное» растение было расположено на более пологом (20—25°) склоне и имело возраст около 200 лет (в дальнейшем — «старый гибрид»). Оно состояло из 4 примерно одинаковых по размеру стволов-ветвей. «Узел кущения» находился в толще мохового покрова. Живые корни были расположены ниже его. Стволы-ветви имели небольшой сложный по форме изгиб. Средний угол их отклонения от вертикали был 55—65°.

Диаметр (без коры) крупнейшего из стволов-ветвей «молодого гибрида» на высоте 20 см был 4.6 см (при 38 годичных кольцах древесины). У всех остальных растений число годичных колец на этом расстоянии от основания стволов или стволов-ветвей было больше. Поэтому для сравнения по результатам анализа хода роста был определен их диаметр (без коры) для первых 38 годичных колец. Оказалось, что у «старого гибрида» он составил 3.3 см, у *P. sibirica* — от 4.1 до 10.2 см (в среднем 7.3 ± 1.2 см), а у *P. pumila* — 1.6—3.5 см (в среднем 2.5 ± 0.4 см). У «старого гибрида» диаметр (без коры) крупнейшего из стволов-ветвей на расстоянии 20 см от основания был 13.6 см (при 170 годичных кольцах древесины). Диаметр ствола *P. sibirica* при таком количестве годичных колец варьировал от 14.0 до 28.2 см (в среднем 20.9 ± 3.7 см). У *P. pumila* не было найдено не подверженных сердцевинной гнили стволов-ветвей с числом годичных колец более 130 шт.

Длина годичного побега на плодоносящих ветвях у *P. pumila* варьировала от 6.1 до 10.9 см (в среднем 8.3 ± 2.2 см), а у *P. sibirica* — от 5.0 до 15.4 см (в среднем 10.2 ± 3.8 см). Различия между средними недостоверны. У «молодого» и «старого гибрида» средняя длина годичных побегов была соответственно 13.2 и 4.3 см.

Структура годичного побега. Структура мужских и бесполых побегов была очень близка у всех 22 растений и совпадала с описанной ранее для *P. sibirica* (Горошкевич,

1994). На плодоносящих ветвях состав и взаиморасположение метамеров весеннего побега были практически одинаковыми. По направлению от проксимального полюса побега к дистальному на нем располагались стерильные катафиллы, брахибласты, латеральные ауксибласты и шишки. Единственным заметным отличием была встречаемость латеральных ауксибластов. У *P. sibirica* они были необязательным элементом весеннего побега и в 24 % случаев отсутствовали. Для *P. pumila* аналогичный показатель составил только 3 %. У «старого гибрида» 12 % весенних побегов были без латеральных ауксибластов, а у «молодого» последние имелись на всех без исключения побегах.

Сложная структура годичного побега, т. е. наличие 2 элементарных побегов (весеннего и летнего), была наиболее характерной для *P. sibirica* (до 99 % годичных побегов). У *P. pumila* летний побег отмечен лишь на некоторых растениях в некоторые годы (15 % от общего числа годичных побегов). «Гибриды» в этом отношении занимали промежуточное, но более близкое к *P. sibirica* положение. У «молодого» встречаемость летнего побега на плодоносящих ветвях составила 95 %, у «старого» — 78 %.

Летний побег у *P. sibirica* в 95 % имел как брахибласты, так и латеральные ауксибласты, причем первые обычно численно преобладали. Для *P. pumila* оказалась характерной противоположная ситуация: брахибласты крайне редко (3—5 %) и в незначительном количестве (не более 10—15 % от общего числа пазушных структур) входили в состав летнего побега. «Гибриды» в этом отношении занимали промежуточное положение. «Молодой» был ближе к *P. sibirica* (80—90 % летних побегов имели брахибласты, а их число составляло 40—50 % от общего количества пазушных структур), а «старый» — к *P. pumila* (соответственно 40—50 и 25—30 %).

Размер и структура хвои. *P. sibirica* и *P. pumila* достоверно различались по средней длине хвои (соответственно 9.5 и 6.4 см), однако распределения особей двух видов перекрывались в области значений признака от 6.0 до 8.7 см (рис. 2). В области перекрытия или в непосредственной близости от нее находились оба «гибрида». Средняя длина хвои «молодого» была 9.0 см, «старого» — 7.4 см. По площади поперечного сечения хвои различия между видами были очень велики (0.24—0.42 мм^2 у *P. pumila* и 0.61—0.73 мм^2 у *P. sibirica*). Оба «гибрида» занимали промежуточное положение по этому признаку (0.52 мм^2 у «молодого» и 0.45 мм^2 у «старого»). Похожая ситуация была характерна для изменчивости диаметра проводящего пучка хвои: распределения особей 2 видов не перекрывались, а «старый» и «молодой» «гибриды» находились соответственно между ними и в крайней левой части распределения особей *P. sibirica*.

Число и расположение смоляных каналов были принципиально различными у 2 видов, но совершенно одинаковыми в пределах каждого из них. В хвое *P. sibirica* было 3 канала (адаксиальный и 2 абаксиальных). Все они не соприкасались с гиподермой и были расположены среди мезофилла. Расстояние между каналом и гиподермой было не менее 40 мкм. В хвое *P. pumila* было 2 смоляных канала, расположенных абаксиально непосредственно под гиподермой и соприкасающихся с ней на участке протяженностью не менее 60 % от диаметра канала. «Гибриды» занимали в целом промежуточное положение и характеризовались нестабильностью рассматриваемых признаков. «Молодой» был явно ближе к *P. sibirica*. В его хвое отмечено 3 смоляных канала, расположенных в толще мезофилла, но расстояние от них до гиподермы было не более 20 мкм. В 20 % случаев отмечена асимметрия в расположении адаксиального канала. Иногда расстояние от канала до гиподермы с одной стороны было в 2—2.5 раза больше, чем с другой. «Старый гибрид» был ближе к *P. pumila*. Адаксиальный смоляной канал отсутствовал, а абаксиальные в 80 % случаев соприкасались с гиподермой на участке с протяженностью не более 20—40 % от диаметра канала. В остальных случаях между каналами и гиподермой находился тонкий слой мезофилла (до 20 мкм). По диаметру смоляных каналов *P. pumila* достоверно превосходил *P. sibirica*. Распределения 2 видов по этому признаку слабо

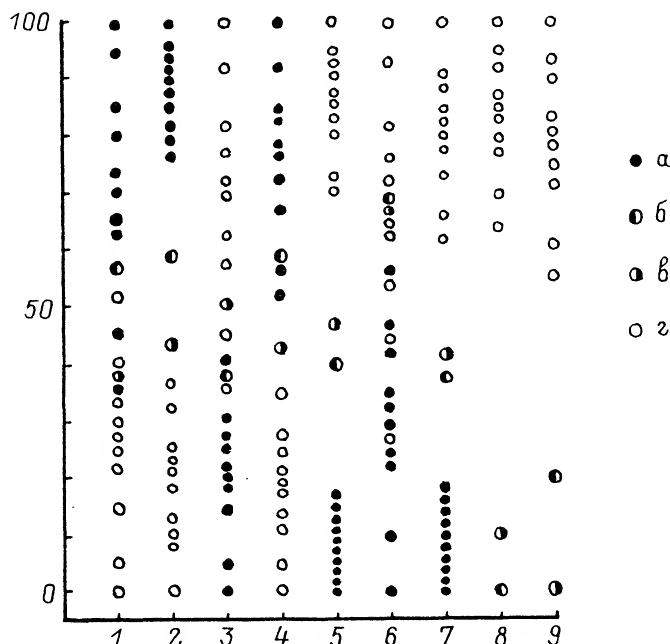


Рис. 2. Структура изменчивости морфологических признаков хвои.

а — *Pinus sibirica*, *б* — «молодой гибрид», *в* — «старый гибрид», *г* — *P. pumila*. По вертикальной оси — значения признаков, % от максимального; по горизонтальной оси — признаки: *1* — длина хвои, *2* — площадь поперечного сечения хвоинки, *3* — диаметр адаксиального смоляного канала, *4* — диаметр проводящего пучка, *5* — максимальный диаметр клетки мезофилла, *6* — минимальный диаметр клетки мезофилла, *7* — отношение максимального диаметра клетки к минимальному, *8* — число складок оболочки клеток мезофилла, *9* — длина складок оболочки клеток мезофилла.

перекрывались. Оба «гибрида» располагались в области перекрытия («молодой») или в непосредственной близости от нее («старый»).

Клетки мезофилла *P. sibirica* на поперечных срезах имели почти округлую форму (в среднем их максимальный диаметр лишь на 15—20 % превышал минимальный) (рис. 3). У *P.pumila* это превышение составляло не менее 50 %. Оба «гибрида» были очень близки в этом отношении и занимали четко промежуточное положение. По размеру клеток *P. pumila* достоверно превосходил *P. sibirica* (соответственно 67 × 43 и 43 × 38 мкм). Промежуточное положение «гибридов» и по этому признаку было явным.

Оболочка клеток мезофилла *P. sibirica* была на поперечном срезе слабоизвилистой. Небольшие углубления в количестве 2—4 шт. на клетку обычно совпадали у

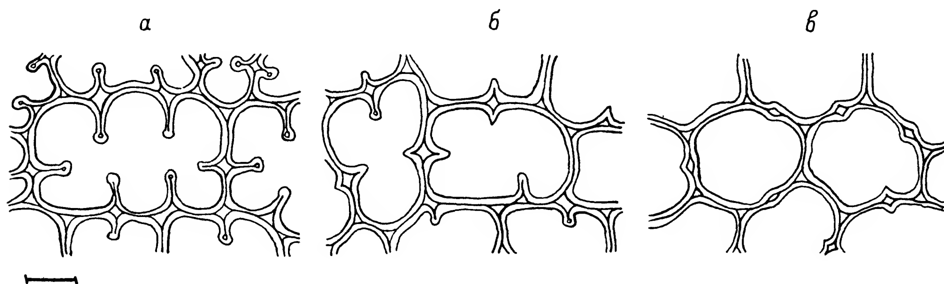


Рис. 3. Строение оболочки клеток мезофилла на поперечных срезах хвои.

а — *Pinus pumila*, *б* — «гибрид», *в* — *P. sibirica*. Масштабная линейка — 10 мкм.

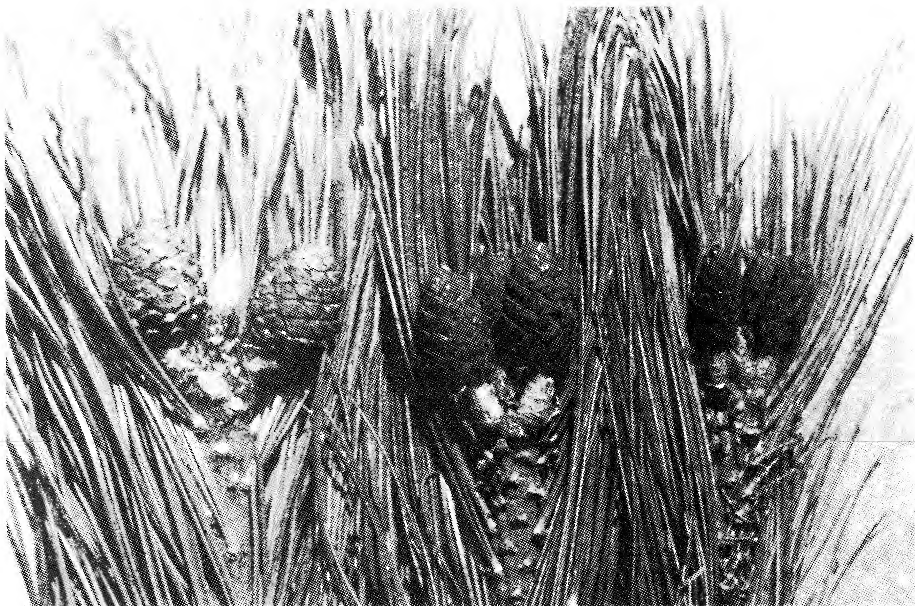


Рис. 4. Женские побеги с однолетними шишками.
Слева направо: *Pinus sibirica*, «старый гибрид», *P. pumila*.

смежных клеток. У *P. pumila* оболочка клеток характеризовалась наличием многочисленных (до 8—9 шт. на клетку) и глубоких (до 15—16 мкм) складок. До 70—80 % складок имели расширения на концах. Структура клеточной оболочки «гибридов» была промежуточной: число складок в среднем 3—4 шт., их длина 5—7 мкм, редкость утолщений на концах (10—15 %). Специфической особенностью «гибридов» было повышенное разнообразие формы клеточной оболочки в пределах дерева и отдельной хвоинки. Так, примерно по 5 % клеток были либо совершенно лишены складок, либо имели их в количестве 5—6 шт.

Цвет, размер и структура однолетних шишек. Однолетние шишки (озимь) *P. sibirica* имели типичную для вида светло-коричневую окраску (рис. 4). У *P. pumila* озимь была красновато-коричневой. В пределах каждого из видов не наблюдалось визуально различимых различий в окраске шишек. «Гибриды» и по этому признаку занимали промежуточное положение, причем «молодой» был несколько ближе к *P. sibirica*, а «старый» — к *P. pumila*.

Длина шишек *P. sibirica* варьировала от 1.7 до 2.2 см (в среднем 1.95 см), а у *P. pumila* — от 1.4 до 2.0 см (в среднем 1.70 см). Различия недостоверны. Оба «гибрида» находились в области наложения двух распределений (1.9 см у «молодого» и 1.8 см у «старого»). Различия по диаметру шишек были гораздо более существенными и вполне достоверными. У *P. sibirica* величина этого признака варьировала от 1.3 до 1.6 см (в среднем 1.45 см), а у *P. pumila* — от 0.7 до 1.0 см (в среднем 0.82 см). Диаметр шишек «молодого» (1.2 см) и «старого» (1.1 см) «гибридов» был промежуточным.

Большие различия между видами и промежуточное положение «гибридов» отмечено по форме семенных чешуй (рис. 5). У *P. sibirica* угол, образуемый 2 сторонами семенной чешуи, варьировал от 120 до 135°, у *P. pumila* — от 40 до 75°. «Молодой гибрид» был несколько ближе к *P. pumila* (85—95°), а «старый» — к *P. sibirica* (90—105°).









Рис. 5. Однолетние шишки.

1 — *P. sibirica*, *2* — «молодой гибрид», *3* — «старый гибрид», *4* — *P. pumila.*

Обсуждение

Л. К. Поздняков (1952), Г. И. Галазий (1954), В. Н. Моложников (1975) и другие исследователи, сообщавшие о находках особей предположительно гибридного происхождения, исходили из представления о непременной «древовидности» таких гибридов. Описанные ими растения как раз и привлекали внимание своей специфической жизненной формой. Действительно, жизненная форма является одним из морфологических признаков, свойственных виду. Вместе с тем известно, что некоторые виды древесных растений могут существовать в разных жизненных формах. Так, И. Г. Серебряковым (1962) показано, что *Juniperus turkestanica* Kom. в горах Тянь-Шаня представлен жизненными формами прямостоячего дерева и стланика соответственно в лесном поясе и на верхнем пределе своего распространения. Подобное явление в той или иной мере характерно и для видов *Pinus*. *P. sibirica* во многих горных массивах от Урала до Забайкалья выходит на верхнюю границу древесной растительности в виде низкорослого стерильного деревца или кустарника (Воробьев, 1967). В таких условиях отдельные особи имеют «стланиковую форму роста» и «со стороны... изумительно походят на кедровый стланик» (Малышев, 1960: 737). *P. pumila* также далеко не всегда имеет жизненную форму стелющегося кустарника. Е. В. Дмитриевой (1978) в субальпийском поясе Хамар-Дабана в защищенных от ветра распадках с наносной хорошо развитой почвой описаны типы ассоциаций, в которых практически все особи *P. pumila* имели древовидную форму. Отдельные растения этого вида с древовидной формой роста были найдены на Камчатке (Грибков, 1964) и даже на Чукотке (Стариков, Дьяконов, 1955), т. е. в 2000—3000 км от ареалов других видов *Pinus*, что полностью исключает возможность их гибридного происхождения.

Тесная зависимость жизненной формы и скорости роста растения от условий среды делает корректными любые сравнения только в пределах относительно однородных экотопов. В настоящей работе показано полное единообразие жизненной формы у каждого из видов — прямостоячего дерева у *P. sibirica* и стелющегося кустарника у *P. pumila*. В этой связи представляется вполне естественным, что предположительно гибридные особи оказались промежуточными по скорости роста и типу морфогенеза прямостоячими, аэроксильными, вегетативно неподвижными кустарниками, которые, по мнению Серебрякова (1962), как раз являются переходной жизненной формой между деревом и настоящим кустарником.

Структура годичного побега специально не рассматривалась при сравнении различных видов подсекции *Cembrae* между собой и тем более при описании возможных гибридов. Между тем известно, что образование одного или нескольких элементарных побегов за один вегетационный период — это в достаточной мере видоспецифичный признак, по которому виды *Pinus* делятся соответственно на моно- и полициклические (Lanner, 1976).

Структура годичного побега довольно тесно связана с географическим происхождением. Среди бореальных видов преобладают моноциклические, а среди неморальных и субтропических — полициклические (Kozlovski, 1971). У *P. sibirica* на Алтае (Воробьев и др., 1989) и в Западной Сибири (Горошкевич, 1994) на плодоносящих ветвях за год почти всегда образуется 2 элементарных побега: весенний (заложение почки и рост побега разделены периодом зимнего покоя) и летний (заложение почки и рост побега происходят на протяжении одного вегетационного периода). Судя по результатам настоящей работы, точно такая же структура годичного побега у этого вида наблюдается и в Прибайкалье. *P. pumila*, по мнению большинства исследователей (Уткин, 1961; Удра, 1978; Хоментовский, 1995, и др.), имеет субальпийско-субарктическое происхождение. Очевидно, именно поэтому у него даже в относительно благоприятных условиях Прибайкалья «неполный» летний побег образуется лишь в виде исключения в некоторые годы у некоторых особей, а растения предположительно гибридного происхождения и по встречаемости, и по выраженности летнего побега занимают промежуточное положение.

Признаки, характеризующие морфологию и анатомию хвои, относятся к числу наиболее значимых для систематики рода *Pinus* (Mirov, 1967, и др.). Даже в пределах подсекции *Cembrae* различия между некоторыми видами очень велики. Так, *P. pumila* отличается от *P. sibirica* по числу (Поздняков, 1952) и расположению (Малышев, 1960) смоляных каналов, а также по размеру клеток мезофилла и структуре их оболочек (Литвинцева, 1974). Наши результаты полностью совпадают с описанными в литературе. Из числа различий, не упомянутых в прежних работах, следует отметить диаметр проводящего пучка хвои и смоляных каналов. Первый существенно больше у *P. sibirica*, второй — у *P. pumila*. Из-за больших различий между видами промежуточное положение «гибридов» по признакам хвои выражено наиболее ярко. По данным Позднякова (1952), характерной чертой найденного им предположительно гибридного растения было несвойственное «чистым» видам внутриорганизменное разнообразие хвои по числу смоляных каналов. У обоих «гибридов», описанных в настоящей работе, число смоляных каналов было стабильным (2 у «старого» и 3 у «молодого»), но эндогенная изменчивость других признаков (расположение смоляных каналов, размер и форма клеток мезофилла, наличие, количество и размер складок их клеточной оболочки) была многократно выше, чем у «чистых» видов.

Большие различия по размеру шишек и семян между *P. sibirica* и *P. pumila* общеизвестны. Поэтому при находке предположительно гибридных особей исследователи всегда обращали внимание на эти признаки. Их промежуточная величина отмечена и Поздняковым (1952), и Галазием (1954), и Моложниковым (1975). Мы не имели возможности сравнить размер и структуру зрелых шишек у использованных в настоящей работе растений. Однако при сравнении однолетних шишек обнаружились очень большие различия между видами по цвету и форме семенных чешуй, а также явно промежуточное положение «гибридов» по этим признакам. Особый интерес вызывает изменчивость формы края семенной чешуи, которая обычно рассматривается как один из основных признаков при анализе интрогрессивной гибридизации в родах *Picea* (Мамаев, Попов, 1989) и *Larix* (Круклис, Милютин, 1977). При сравнительном описании зрелых шишек *Pinus sibirica* и *P. pumila* этот признак специально не рассматривался, возможно, из-за отсутствия существенных видимых различий. Действительно, зрелые шишки 2 видов имеют примерно одинаковую форму (отношение длины к диаметру), а однолетние шишки, судя по результатам настоящей работы, существенно различаются по этому признаку. Поэтому не исключено, что значительные различия между видами по форме семенных чешуй, четко выраженные у однолетних шишек, ко времени их созревания сглаживаются вследствие более интенсивного увеличения диаметра шишки по сравнению с ее длиной у *P. pumilla*.

Заключение

Таким образом, проведенные исследования показали, что изученные особи занимают четко промежуточное положение между видами *P. sibirica* и *P. pumila* по комплексу морфологических признаков. Это позволяет предположить, что они являются гибридами первого поколения. Для подтверждения этого предположения необходимы специальные исследования.

Автор выражает благодарность В. А. Филиппову и А. Козлову за содействие в сборе полевого материала, а также М. Г. Малетиной за подготовку рукописи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белова В. А. Пути формирования современной флоры в котловинах Байкальской рифтовой зоны // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1341—1345.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири // Бот. журн. 1961. Т. 46. № 3. С. 313—327.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 189 с.
Воробьев В. Н. Горные экологические формы кедра сибирского // Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике (Ленинград, 4—7 апр. 1967 г.): Тез. докл. Л., 1967. С. 31—32.
Воробьев В. Н., Воробьева Н. А., Горошкевич С. Н. Рост и пол кедра сибирского. Новосибирск, 1989. 167 с.
Галазий Г. И. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика // Тр. БИН АН СССР. 1954. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 9. С. 210—329.
Горошкевич С. Н. О морфологической структуре и развитии побегов *Pinus sibirica* (*Pinaceae*) // Бот журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 63—71.
Грибков П. Ф. Кедровый стланик древовидной формы на Камчатке // Вопросы географии Камчатки. Петропавловск-Камчатский, 1964. Вып. 2. С. 114—115.
Дмитриева Е. В. Кедровый стланик на южном пределе своего распространения (таксационно-типологическая характеристика) // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1352—1358.
Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М., 1977. 210 с.
Литвинцева М. В. Особенности строения клеток паренхимы хвои у видов *Cembrae* рода *Pinus* // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1501—1505.
Малышев Л. И. Ошибочное мнение о произрастании кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pall.) Rgl.) в Саянах // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 5. С. 737—739.
Мамаев С. А., Попов П. П. Ель сибирская на Урале: внутривидовая изменчивость и структура популяций. М., 1989. 104 с.
Моложников В. Н. Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М., 1975. 203 с.
Поздняков Л. К. Древовидная форма кедрового стланика // Бот. журн. 1952. Т. 37. № 5. С. 688—691.
Райт Дж. В. Введение в лесную генетику. М., 1978. 470 с.
Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 377 с.
Стариков Г. Ф., Дьяконов П. И. Леса Чукотки. Магадан, 1955. 120 с.
Сукачев В. Н. Предварительный отчет о Байкальской экспедиции АН в 1926 г. // Отчеты о деятельности АН СССР. Л., 1929. Т. 2. С. 1—86.
Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясной растительности. Новосибирск, 1976. 318 с.
Удра И. Ф. О возникновении *Pinus pumila* (Pall.) Regel (*Pinaceae*) и формировании его ареала // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1337—1340.
Уткин А. И. Кедровый стланик на северо-западной окраине ареала и история его распространения // Тр. Ин-та леса и древесины. 1961. Вып. 50. С. 104—119.
Хоментовский П. А. Экология кедрового стланика (*Pinus pumila* (Pallas) Regel) на Камчатке. Владивосток, 1995. 227 с.
Kozlovski T. T. Growth and development of trees. Vol. 1. Seed germination, ontogeny and shoot growth. New York, 1971. 443 p.
Lanner R. M. Patterns of shoot development in *Pinus* and their relationship to growth potential // Tree phisiology and yield improvement. London, 1976. P. 223—243.
Lanner R. M. Biology, taxonomy, evolution, and geography of stone pines of the world // Proceedings — symposium on whitebark pine ecosystems: ecology and management of a high-mountain resource; 1989 March 29—31; Bozeman, MT. Ogden, UT: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Intermountain Research Station, 1990. Gen. Tech. Rep. INT-270. P. 14—22.
Mirov N. T. The genus *Pinus*. New York, 1967. 602 p.

Филиал Института леса
им. В. Н. Сукачева СО РАН
Томск

Получено 24 IV 1998

SUMMARY

In the western Khamar-Daban slope, facing lake Baikal, in *Pinus sibirica* stand with *Pinus pumila* understorey, two individuals were found and described, which occupied intermediate position between these species by complex of morphological traits (life form, growth activity, structure of shoot, needle and cone). It is suggested that such individuals are interspecific hybrids of the first generation. Special investigation is needed to corroborate this suggestion.

УДК 581.9 (470.12) : 552.542 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© Н. И. Орлова, В. Г. Сергиенко

К ФЛОРЕ МЕРГЕЛИСТЫХ БЕРЕГОВЫХ ОБНАЖЕНИЙ РЕКИ СУХОНЫ (ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

N. I. ORLOVA, V. G. SERGIENKO. ON THE FLORA OF MARLBANK OUTCROPS OF THE SUKHONA RIVER (VOLOGDA REGION)

Приведен список сосудистых растений, собранных на береговых обнажениях карбонатных пород в нижнем течении р. Сухоны. Дана характеристика кальцефитного флористического комплекса, в котором присутствуют региональные реликтовые виды, виды сибирского происхождения, а также южнобореальные, лесостепные и неморальные виды. Отмечены редкие виды, нуждающиеся в охране в Вологодской области.
Ключевые слова: мергелистые обнажения, флора, р. Сухона, Вологодская обл.

В карстовых районах Северного края (Вологодская и Архангельская области, Республика Коми) на Онежско-Двинском междуречье и Кулойско-Беломорском плато, в районе Тиманского кряжа, по склонам Уральских гор и предгорий под тонким (местами всего лишь в несколько метров) чехлом четвертичных отложений залегают гипсы, мергели, известняки и другие кальцийсодержащие растворимые в воде породы, испещренные щелями, трещинами и провальными воронками (особенно в бассейнах рек Мехренги, Пинеги и Кулоя). Кальцийсодержащие породы выходят на поверхность и южнее — в Вологодской обл. в бассейне р. Сухоны, например у дер. Алферово (Ильина, Грахов, 1987). Эти осадочные породы остались здесь после отступления морей каменноугольного и пермского периодов (Авдошенко, Труфанов, 1989).

Растительность карстовых районов необычайно богата и уникальна вследствие присутствия в ней реликтовых, редких и специфических для определенной среды обитания растений (калькареофитов и кальцефитов). Отмечено, что карст благоприятен для сохранения кальцефитного флористического комплекса.

Современный рельеф Северного края формировался под действием наступления льдов при оледенении и наступления моря — трансгрессий в межледниковые периоды. Последняя крупная морская трансгрессия была между Московским и Валдайским оледенениями. Воды Бореального моря в этот период проникли к югу по долине Северной Двины вплоть до р. Сухоны (Авдошенко, Труфанов, 1989). Валдайское же оледенение захватило лишь бассейн р. Онеги, низовья рек Северной Двины и Мезени. Поэтому в рельефе следы последнего ледника сохранились только в верховьях рек Северной Двины и Печоры. На Сухоне они не отмечены.

Флористические комплексы с реликтовыми видами растений арктического и арктоальпийского географического происхождения сформировались в позднеледниковье. Они изучены достаточно хорошо. Подробный обзор литературы о флорах обнажений кальцийсодержащих пород по берегам северных рек приведен в работах Ю. П. Юдина (1963), П. М. Добрякова (1972), П. М. Добрякова и Е. В. Симачевой (1974), Ю. П. Кожевникова (1983). В последнее время опубликовано достаточно данных о редких, реликтовых и кальцефитных растениях известняковых обнажений берегов Мезени и рек Тиманского кряжа (Лащенкова, Улле, 1978; Лащенкова, Непомилуева, 1982; Улле, 1982; Сергиенко, Симачева, 1985; Сергиенко, 1986; Груздев, Мартыненко, 1987, и др.). Белым пятном в этом отношении остается пока флора обнажений коренных берегов р. Сухоны.

Р. Сухона является одним из наиболее крупных притоков Северной Двины. Она в отличие от других рек Северного края — Онеги, Мезени, Печоры (в нижней части), текущих с юга на север, протекает с юго-запада на северо-восток. В верховьях река течет в низких глинистых берегах и имеет много протоков и стариц. Здесь нет обнажений горных пород по берегам. В средней части русло реки имеет перекаты и отдельные камни, а в нижнем течении оно более каменистое; берега при этом становятся круче и выше. Здесь наиболее крупными правыми притоками являются

Городишна и Стрельна, а левыми — Уфтюга, Верхняя Ерга и Нижняя Ерга. Ложе реки выстлано валунами с глиной и известняковой плитой.

Известняки по береговым обнажениям начинают встречаться почти сразу за устьем р. Кокченги. Берега здесь высокие, до 30 м, поросшие хвойным лесом из *Picea obovata* Ledeb. с примесью *Abies sibirica* Ledeb., и изрезаны глубокими оврагами. В осыпях берегов видны красно-бурые мергели и светло-серые известняки. Возле дер. Брусенец долина реки сужается благодаря подступающей с севера возвышенности, служащей водоразделом между Сухоной и Вагой, а с юга — отрогам Северных Увалов. Обрывистые склоны и осыпи берега реки из мергелей и известняков пермского периода, подходящих здесь близко к поверхности, заняты кальцефитными растениями и растениями сухих местообитаний. Наиболее мощно эти породы представлены между городами Тотьма и Великий Устюг, особенно на обнажении «Опоки» у дер. Порог. Высота обрывов здесь достигает 60 м при крутизне склона 70°. Следующие обнажения в виде эрозионного останца находятся в районе мыса «Бык», в месте впадения р. Верхняя Ерга в р. Сухону. В мергелистых и известняковых слоях останца встречаются окаменелые представители низших ракообразных. Примечательно обнажение «Мяколица» на левом берегу р. Сухоны с линзообразно залегающим слоем песчаника в мергеле и ископаемыми останками рептилий. Широко представлены известняки, мергели и глины в 30—60-метровых обнажениях в устье р. Стрельны. Мергелистые обнажения у деревень Исады и Пуртовино образуют крутые склоны с щебнистыми осыпями. Все перечисленные обнажения объявлены геологическими памятниками природы и заказниками, где наряду с геологическими объектами охране подлежат редкие и кальцефитные виды растений (Особо охраняемые..., 1993).

Несколькими исследователями в разное время изучались флора и растительность обнажений берегов р. Сухоны: Н. А. Иваницким в 1885 г., А. А. Снятковым в 1895 г., А. П. Шенниковым в 1909 г. (Орлова, 1993). Неоднократно на р. Сухоне с 1950 г. работали ботаники Вологодского педагогического института (Вологодский педагогический университет) под руководством Р. В. Бобровского. Они изучали интересные и уникальные ландшафты, в том числе и береговые обнажения р. Сухоны с целью их паспортизации и рекомендации для охраны в качестве комплексных ландшафтных заказников и памятников природы. Одновременно они отмечали редкие растения, подлежащие охране в пределах Вологодской обл. К сожалению, результаты этих исследований остались неопубликованными, за исключением данных о редких видах растений области (Бобровский, 1984; Суслова, Антонова, 1993).

Ботаническим отрядом Ленинградского государственного университета под руководством Н. И. Орловой с 1974 г. началось изучение флоры Вологодской обл., в том числе и обнажений мергелей по берегам р. Сухоны. В 1976 г. была обследована флора в устье р. Юг при впадении ее в р. Сухону (Л. В. Аверьянов, О. Ф. Дзюба). В 1977 г. изучены береговые обнажения от г. Великий Устюг до дер. Брусенец (И. Н. Московцева, В. Г. Сергиенко), включая обнажения в окрестностях населенных пунктов Исады, Анисимово, Нюксеницы. В 1995 г. В. Г. Сергиенко были обследованы берега Сухоны в окрестностях г. Тотьмы.

Список видов растений, собранных на береговых обнажениях мергелей р. Сухоны (табл. 1), содержит 105 видов из 28 семейств. При этом только третья часть видов относится к кальцефитам.

В табл. 2 дано распределение видов по широтным и долготным географическим группам. Основное ядро флоры береговых обнажений составляют бореальные виды.

При сравнительном анализе флоры обнажений р. Сухоны с подобными флорами рек Пинеги, Кулоя и Мезени оказалось, что часть бореальных видов характерна только для обнажений берегов р. Сухоны. Общее количество их составляет 32 вида и среди них нет типичных кальцефитов. Отметим здесь наиболее характерные для обнажений р. Сухоны бореальные виды: *Silene nutans, Eremogone saxatilis, Steris viscaria, Hylotelephium ruprechtii, Agrimonia eupatoria, Rubus caesius, Anthyllis vulne-*

ТАБЛИЦА 1

Список видов флоры обнажений мергелей в бассейне р. Сухоны

Вид	Встречаемость	Принадлежность к географическим группам	
		широтные	долготные
Gymnocarpium robertianum (Hoffm.) Newm.	р	Б-Нем	Ц
Equisetum scirpoides Michx.	р	Б	Ц
E. arvense L.	ч	Б	ЕАз
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	ч	Б	ЕАз
Poa pratensis L.	ч	Б	Ц
Elytrigia repens (L.) Nevski	ч	Б	Ц
Luzula multiflora (Retz.) Lej.	ч	Б-Нем	Ц
**Epipactis atrorubens* (Hoffm. ex Bernh.) Schult.	р	Б-Нем	ЕСиб
**E. helleborine* (L.) Crantz	оч. р	Б-Нем	ЕАз
**Cypripedium calceolus* L.	р	Б	ЕАз
Rumex asetosella L.	ч	Б	ЕАз
Arenaria serpyllifolia L.	ч	Б	Ц
Stellaria graminea L.	оч. ч	Б	ЕАз
Cerastium holosteoides Fries	оч. ч	Б	Ц
**Silene tatarica* (L.) Pers.	р	Лс	Евр
**S. wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng.	оч. р	Б	ЕАз
**S. nutans* L.	р	Б	ЕСиб
Oberna behen (L.) Ikonn.	ч	Б	ЕАз
**Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn.	оч. р	Б	ЕАз
**Dianthus superbus* L.	ч	Б	ЕАз
**Sagina nodosa* (L.) Fenzl	ч	Б	Ц
**Steris viscaria* (L.) Rafin	ч	Б	Евр
**Anemone sylvestris* L.	р	Лс	ЕАз
**Anemonoides altaica* (C. A. Mey.) Holub	оч. р	Б	ЕСиб
**Adonis sibirica* Patrin ex Ledeb.	ч	Ст	ЕСиб
Trollius europaeus L.	ч	Б	Евр
Ranunculus polyanthemos L.	оч. ч	Б-Нем	ЕСиб
Arabis sagittata (Bertol.) DC.	оч. р	Б-Нем	Ц
Erysimum cheiranthoides L.	ч	Б	ЕАз
Berteroa incana (L.) DC.	ч	Лс	ЕАз
Hylotelephium ruprechtii (Jalas) Czer.	оч. р	Б	Евр
Sedum acre L.	оч. ч	Б	Евр
**Agrimonia eupatoria* L.	оч. р.	Б	Евр
**Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt	р	Б	ЕАз
Spiraea media F. Schmidt	р	Б	ЕАз
**Rubus caesius* L.	р	Б	ЕАз
**R. nessensis* W. Hall.	р	Нем	Евр
Potentilla anserina L.	ч	Б	Ц
P. argentea L.	ч	Б	ЕСиб
Fragaria vesca L.	оч. ч	Б	ЕАз
**Anthyllis vulneraria* L.	оч. р	Б	Евр
**A. arenaria* (Rupr.) Juz.	оч. р	Б	Евр
**Astragalus arenarius* L.	оч. р	Б	Евр
**A. danicus* Retz.	ч	Лс	ЕСиб
**Hedysarum alpinum* L.	оч. р	Б	ЕАз
Vicia cracca L.	ч	Б	ЕАз
V. sepium L.	ч	Б	ЕАз
Lathyrus pratensis L.	ч	Б	ЕАз

Вид	Встречаемость	Принадлежность к географическим группам	
		широтные	долготные
L. vernus (L.) Bernh.	ч	Нем	ЕСиб
L. pisiformis L.	ч	Б	ЕАз
**Lotus dvinensis* Min. et Ulle	р	Б	Евр
**L. peczoricus* Min. et Ulle	ед	Б	Евр
**Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.	р	Б-Нем	Евр
**Oxytropis ambigua* (Pall.) DC.	ед	Ст	ЕСиб
Trifolium aureum Pall.	ч	Б	ЕСиб
Geranium pratense L.	ч	Б	ЕАз
Linum catharticum L.	ч	Б	Евр
Polygala amarella Crantz	ч	Б	Евр
**P. comosa* Schkuhr.	р	Б	Евр
Euphorbia borodinii Sambuk	р	Б	Евр
Hypericum perforatum L.	р	Б	ЕАз
Viola rupestris F. W. Schmidt	ч	Б	ЕАз
V. canina L.	оч. ч	Б	Евр
**Cenolophium denudatum* (Hornem.) Tutin	р	Б	ЕАз
Pimpinella saxifraga L.	ч	Б	ЕАз
Seseli libanotis (L.) Koch.	оч. р	Б	ЕСиб
Androsace septentrionalis L.	оч. р	Б	Ц
**Gentiana cruciata* L.	ед	Б	Евр
Gentianella lingulata (Agardh) Pritchard	ч	Б	ЕАз
Ajuga reptans L.	р	Нем	Евр
Glechoma hederacea L.	оч. ч	Б	ЕАз
**Origanum vulgare* L.	р	Б	Ц
**Thymus talijevii* Klok. et Schost.	ед	Б	Евр
**T. serpyllum* L.	р	Лс	Евр
Linaria vulgaris Mill.	ч	Б	ЕСиб
Euphrasia hirtella Jord. ex Reut.	р	Б	ЕАз
**Verbascum thapsus* L.	оч. р	Б-Нем	ЕАз
Veronica longifolia L.	ч	Б	Ц
V. officinalis L.	ч	Б	Евр
**V. spicata* L.	р	Лс	ЕАз
Melampyrum pratense L.	р	Б	Евр
Rhinanthus vernalis (N. Zing.) Schischk. et Serg.	р	Б	ЕСиб
Plantago lanceolata L.	ч	Б	ЕАз
Galium album Mill.	ч	Б-Нем	ЕСиб
Knautia arvensis (L.) Coult.	ч	Б	Евр
Campanula rotundifolia L.	ч	Б	ЕСиб
Achillea millefolium L.	ч	Б	ЕАз
Antennaria dioica (L.) Gaertn.	ч	Б	ЕАз
**Cacalia hastata* L.	р	Б	ЕАз
**Carlina biebersteinii* Barnh. et Hornem.	р	Б	ЕСиб
Centaurea phrygia L.	ч	Лс	Евр
**Crepis praemorsa* (L.) Tausch.	оч. р	Б	ЕСиб
C. tectorum L.	ч	Б	ЕАз
**Scorzonera ruprechtiana* Lipsch. et Krasch. ex Lipsch.	оч. р	Лс	ЕСиб
Tussilago farfara L.	ч	Б	ЕАз
Tanacetum vulgare L.	ч	Б	ЕАз
Leontodon autumnalis L.	ч	Б	ЕСиб
Leucanthemum vulgare Lam.	ч	Б	ЕАз

Вид	Встречаемость	Принадлежность к географическим группам	
		широтные	долготные
**Picris hieracioides* L.	р	Б	ЕАз
Taraxacum officinale Wigg.	ч	Б	Ц
Solidago virgaurea L.	ч	Б	ЕСиб
Inula salicina L.	ч	Б	ЕАз
Hieracium umbellatum L.	ч	Б	ЕАз
H. pilosella L.	ч	Б	ЕСиб
H. piloselloides Vill.	оч. р	Б	ЕАз

Примечание к табл. 1 и 2. Географические группы — широтные: Б — бореальная, Б-Нем — бореально-неморальная, Нем — неморальная, Лс — лесостепная, Ст — степная; долготные: Ц — циркумполярная, ЕАз — евразиатская, ЕСиб — евросибирская, Евр — европейская. Встречаемость: ч — часто, оч. ч — очень часто, р — редко, оч. р — очень редко, ед — единично. * — виды, включенные в список редких и охраняемых растений Вологодской обл.

raria, Astragalus arenarius, Lathyrus pisiformis, Seseli libanotis, Gentiana cruciata, Origanum vulgare, Plantago lanceolata, Carlina biebersteinii, Picris hieracioides и др.

К бореально-неморальным видам принадлежат *Luzula multiflora, Arabis sagittata, Onobrychis arenaria, Verbascum thapsus* и *Galium album*. Только по берегам р. Сухоны отмечены типичные неморальные виды *Rubus nessensis* и *Ajuga reptans*. К лесостепным относится *Berteroa incana*, а к степным — *Oxytropis ambigua*. Названные виды не отмечены на береговых обнажениях северных рек и являются видами южного географического распространения. Они могли проникнуть на обнажения мергелей по берегам р. Сухоны из более южных районов и в настоящее время не мигрировали севернее. По-видимому, гораздо раньше произошло расселение в более северные районы общих для р. Сухоны и рек Беломорско-Кулойского плато лесостепных видов *Thymus serpyllum, Centaurea phrygia, Astragalus danicus* и неморального *Lathyris vernus*.

Общими бореальными видами с флорой мезенских обнажений мергелей являются *Arenaria serpyllifolia, Silene wolgensis, Oberna behen, Pimpinella saxifraga, Knautia arvensis, Leontodon autumnalis* и др. Это виды бореального флористического комплекса, и среди них также нет типичных кальцефилов.

Среди видов, общих с пинежскими, отмечены кальцефилы *Cypripediun calceolus, Adonis sibirica, Hedysarum alpinum, Viola canina, Thymus serpyllum, Tanacetum vulgare.* Более широкое распространение на обнажениях кальцийсодержащих пород имеют общие для рек Сухоны, Пинеги и Мезени бореальные кальцефилы *Cotoneaster melanocarpus, Spiraea media, Anthyllis arenaria, Thymus talijevii, Viola rupestris*, а также лесостепные *Anemone sylvestris, Veronica spicata, Astragalus danicus, Silene tatatica, Scorzonera ruprechtiana.*

Анализ видов растений разных географических групп, встречающихся на обнажениях р. Сухоны, показал, что во флоре обнажений отсутствуют реликтовые кальцефильные виды арктического (арктические, арктоальпийские) флористического комплекса, в то время как на обнажениях северных рек они широко представлены: на Пинеге — *Woodsia glabella* R. Br., *Lychnis samojedorum* (Samb.) Perf., *Arenaria pseudofrigida* (Ostenf. et Dahl) Juz. ex Schischk., *Arabis septentrionalis* N. Busch, *Erigeron borealis* (Vierh.) Simm.; на Пинеге и Кулое — *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers, *Salix reticulata* L., *Saxifraga aizoides* L., *Dryas octopetala* Juz., *Arctous alpina* (L.) Niedenzu, *Gentiana arctica* Grosh., *Bartsia alpina* L., *Pedicularis lapponica* L., *Pinguicula alpina* L., *Valeriana capitata* Pall. ex Link.; на Пинеге, Кулое и Мезени — *Minuartia verna* (L.) Hiern, *Viola biflora* L., *Saussurea alpina* (L.) DC.

Из 357 видов, довольно редких для Вологодской обл., в Велико-Устюгском районе, расположенном в нижнем течении р. Сухоны, отмечено 96 редких растений

ТАБЛИЦА 2

Соотношение широтных и долготных географических групп видов флоры обнажений мергелей р. Сухоны

Широтная группа	Долготная группа				
	Ц	ЕАз	ЕСиб	Евр	Всего
Б	11	39	13	20	83
Б-Нем	3	2	3	1	9
Нем	0	0	1	2	3
Лс	0	3	2	3	8
Ст	0	0	2	0	2
Всего	14	44	21	26	105

(Суслова, Антонова, 1993). Многие из них собраны на мергелистых обнажениях Сухоны. Только на участке реки от г. Тотьма до г. Великий Устюг произрастают *Silene wolgensis, Gentiana cruciata, Thymus talijevii, Anemone sylvestris, Anemonoides altaica, Lotus peczoricus, Oxytropis ambigua, Adonis sibirica.*

В районе выхода обнажений мергелей на р. Сухоне или вблизи этой территории проходит граница распространения некоторых редких для области видов. Здесь достигли западной границы своего распространения восточноевропейско-азиатский вид *Cacalia hastata* и восточноевропейско-сибирские виды: бореальный *Anemonoides altaica* и степные *Oxytropis ambigua, Adonis sibirica.* Вблизи северной границы своего распространения находятся бореальные виды — *Eremogone saxatilis, Polygala comosa, Agrimonia eupatoria, Gentiana cruciata* и бореально-неморальные — *Onobrychis arenaria, Arabis sagittata, Galium album.* Таким образом, своеобразие видового состава флоры обнажений р. Сухоны объясняется наличием видов южного распространения на карбонатных почвах вдоль берегов реки и тяготением района исследования к предуральскому региону, обогащенному видами сибирского происхождения.

В список видов флоры обнажений р. Сухоны вошли 39 видов, которые подлежат охране в Вологодской обл. Из них для региональной охраны рекомендовано 20 видов, а 19 видов, встречающихся на обнажениях реки, являются редкими для Вологодской обл. и требуют биологического контроля за их популяциями (Орлова, 1993; Суслова, Антонова, 1993). В «Красную книгу РСФСР» (1988) занесен *Cypripedium calceolus*, а в региональные списки книги «Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране» (1981) — *Adonis sibirica, Epipactis atrorubens, Anemonoides altaica, Gymnocarpium robertianum* и *Hedysarum alpinum.*

В целом, характеризуя флору обнажений кальцийсодержащих пород Северо-Востока европейской части России, можно сделать следующие выводы.

Флора обнажений известняков, встречающихся по р. Северной Двине, гораздо беднее по составу растениями-реликтами, чем на Пинеге и Кулое с его притоками, берущими начало на Беломорско-Кулойском известняковом плато. Реликты здесь встречаются только на участке в 100 км от Усть-Пинеги до дер. Холм. Другие участки обнажений, расположенные на р. Северной Двине, почти не имеют реликтов арктического комплекса. Это наблюдается на выходах мергелей и известняков и по р. Сухоне. Самобытность реликтового комплекса вновь отмечается на Вычегде, берущей начало с отрогов Южного Тимана.

Значительную часть видов реликтового флористического комплекса Беломорско-Кулойского плато составляют арктоальпийские и арктические виды часто циркумполярного распространения, связанные непосредственно с флорой перигляциальной зоны последнего оледенения. Другая большая группа растений обнажений относится к бореальным видам, широко распространенным в умеренных частях Евразии. Они, очевидно, продвигались на север Европы с юга (юго-востока и юго-запада) вслед за

отступавшим ледником. Незначительное число растений обнажений относится к южнобореальным, лесостепным и бореально-неморальным видам. Виды степного и неморального происхождения также немногочисленны, но их больше на Сухоне. Эти южные виды могли сохраниться в более позднее время на известняковых убежищах при изменении климата в сторону похолодания и увлажнения и при приближении его к современному климату, обогатив в последующем реликтовую флору обнажений. Таким образом, наличие во флоре береговых обнажений р. Сухоны видов с разными типами ареалов и разной экологией указывает на определенные волны миграции комплексов видов в разные фазы голоцена.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдошенко Н. Д., Труфанов А. И. Геологическая история и геологическое строение Вологодской области. Вологда, 1989. 72 с.

Бобровский Р. В. Охрана растительных сообществ и редких видов в Вологодской области // Общие проблемы охраны растительности. Т. 2. Сыктывкар, 1984. С. 60—62.

Груздев Б. И., Мартыненко В. А. Редкие виды растений в конкретных флорах бассейна реки Вычегды // Региональные флористические исследования. Л., 1987. С. 162—168.

Добряков П. М. Флористические исследования на Северо-Востоке европейской части СССР // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 1972. № 9. Вып. 2. С. 47—56.

Добряков П. М., Симачева Е. В. О систематической структуре и географических элементах флоры Пинежско-Верхнекулойского района // Вестн. ЛГУ. Сер. Биология. 1974. № 9. Вып. 2. С. 44—55.

Ильина Л. Л., Грахов А. Н. Реки Севера. Л., 1987. 128 с.

Кожевников Ю. П. Кальцефилия растений Беломорско-Кулойского плато // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 2. С. 152—161.

Красная книга РСФСР (растения). М., 1988. 590 с.

Лащенкова А. Н., Непомилуева И. Н. Редкие растительные сообщества Среднего Тимана, нуждающиеся в охране // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1982. № 56. С. 28—36.

Лащенкова А. Н., Улле З. Г. К изучению флоры и растительности Среднего Тимана и их охране // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1978, № 39. С. 51—60.

Орлова Н. И. Конспект флоры Вологодской области. Высшие растения. СПб., 1993. 262 с. (Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. Т. 77. Вып. 3).

Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. Вологда, 1993. 257 с.

Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. Л., 1981. 264 с.

Сергиенко В. Г. К охране флоры выходов мергелей в долине реки Мезень // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 1. С. 108—112.

Сергиенко В. Г., Симачева Е. В. Флористические находки в бассейне Мезени // Биологические науки. 1985. № 4. С. 65—68.

Суслова Т. А., Антонова В. И. Редкие растения Вологодской области // Особо охраняемые природные территории, растения и животные Вологодской области. Вологда, 1993. С. 180—193.

Улле З. Г. О флористическом комплексе на известняках в бассейне Белой Кедвы // Тр. Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1982. Т. 56. С. 37—47.

Юдин Ю. П. Реликтовая флора известняков Северо-Востока европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л., 1963. С. 493—571.

Санкт-Петербургский научно-исследовательский институт лесного хозяйства
Санкт-Петербургский государственный университет

Получено 8 VII 1998

SUMMARY

The list of vascular flora collected in Vologda region on bank outcrops of carbonate rocks at the mouth of the Sukhona river is given. The characteristic features of calcicolous floristic complex are considered. There are Siberian, south-boreal, forest-steppe species and species of broad-leaved forest in the complex. The information about rare and relict species of the end of the last glaciation is presented. Rare plants in the need of protection have been marked.

УДК 581.148.5 : 582.894 Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© Г. Г. Левин

ВЛИЯНИЕ КОЛЬЦЕВАНИЯ СТЕБЛЕЙ *SWIDA ALBA* (*CORNACEAE*) НА СТАРЕНИЕ И ИЗМЕНЕНИЕ ОКРАСКИ ЛИСТЬЕВ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ ВОЗРАСТА, СТРУКТУРЫ И ВЛАЖНОСТИ

H. G. LEVIN. EFFECT OF GIRDLING OF *SWIDA ALBA* (*CORNACEAE*) ON THE SENESCENCE AND COLOR CHANGE OF LEAVES RELATIVE TO THEIR AGE, STRUCTURE AND WATER CONTENT

Установлено, что кольцевание (удаление коры на том или ином участке стебля по его окружности) ускоряет старение листьев и изменение их окраски. По мере созревания и старения листьев интенсивность их окраски после кольцевания (в более поздние сроки) возрастает. В конце вегетационного периода кольцевание тормозит желтение и краснение листьев, стабилизирует зеленую окраску, но не предотвращает их старения. Понижение влажности листьев при их старении (в частности, после кольцевания) стимулирует изменение их окраски, а повышение — тормозит. Однако по мере старения листьев изменение их окраски становится возможным в широком диапазоне влажности.

Увлажнение более или менее покрасневших листьев вызывает их зеленение, которое нередко сопровождается сильным продлением их жизни.

Ключевые слова: изменение окраски листьев, удаление коры, *Swida*.

Среди внешних и внутренних факторов, влияющих на возрастные изменения листьев, в частности на старение и изменение окраски, большое значение имеет блокада оттока ассимилятов. Она может вызываться как естественными факторами (понижение температуры, водный дефицит), так и искусственными механическими нарушениями целостности коры.

Ю. В. Гамалей (1990, 1996 и др.) показал влияние блокады оттока фотоассимилятов на старение клеток листа, прежде всего в системе клетки-спутники терминальной флоэмы—ситовидные элементы. Особенно резко это проявляется у растений с открытой флоэмой, когда доминирует симпластный отток ассимилятов. В результате блокады оттока ассимилятов происходит их накопление в растворимой и нерастворимой форме в клетках листьев, подавление фотосинтеза.

Отток ассимилятов может также замедляться или полностью подавляться более или менее острым водным дефицитом.

В данной работе рассматриваются результаты наблюдений над старением и изменением окраски листьев свидины белой после кольцевания ее стеблей.

Материал и методика

Изучали листья свидины белой *Swida alba* (L.) Opiz. Наблюдения проводили осенью 1995 г. (Левин, 1997) и в течение вегетационного периода 1996 г. в г. Санкт-Петербурге на Выборгской стороне в парковой зоне, ограниченной с запада улицей Орбели, с востока Институтским проспектом, с севера улицей Объездной, с юга домами к северу от Второго Муринского проспекта. Наблюдали старение и изменение окраски листьев окольцованных и неокольцованных стеблей годичных побегов или несущих их ветвей.

Кольцевание стеблей проводили с 1-й декады июня по октябрь 4—5 раз в месяц в разные сроки, с интервалом 4—6 сут, на разных фазах роста, созревания и старения листьев.

В каждой серии опытов, проводившихся в один срок, кольцевали от 7—8 до 10—12 годичных побегов или ветвей (кольцевание стеблей ветвей было особенно важно в первой половине вегетационного периода, так как в это время стебли многих годичных побегов вследствие незрелости тканей могут легко повреждаться при снятии коры).

Применяли как полное кольцевание (кору снимали по всей окружности стебля полосой (1)2—3(4) см шир., так и неполное (кору снимали с 1/4, 1/3, 2/3, 3/4 и 4/5 окружности стебля). Производили 1-, 2-, 3- и 4-кратное кольцевание; кольцевали 2,

3 или 4 участка стебля годичного побега или 2—3 участка его стебля и 1—2 участка стебля несущей его ветви.

Нередко на несущей ветви кольцевали стебли некоторых годичных побегов, а стебли других годичных побегов служили контролем.

При наличии нескольких окольцованных участков варьировали полноту кольцевания: а) все участки были полностью окольцованы; б) все участки были не полностью окольцованы (часто в разной степени — на 1/4, 1/3, 1/2 и т. д.); в) некоторые участки были окольцованы полностью, другие не полностью.

Для сравнения изменения окраски листьев выше и ниже кольца варьировали положение окольцованных участков на стеблях: а) все листья находились выше окольцованного участка; б) часть листьев оказывалась ниже.

Окольцованные многолетние ветви и годичные побеги оставляли на кустах и прослеживали старение и изменение окраски листьев до их отмирания и опадения.

Для изучения влияния разных уровней влажности на старение листьев и изменение их окраски часть окольцованных годичных побегов, а также верхних участков ветвей с годичными побегами через некоторое время после кольцевания и изменения окраски листьев отделяли от ветвей и частично погружали в воду в сосудах, находившихся в закрытом помещении, как правило, на рассеянном свете на расстоянии 1.0—1.5 м от южного окна. При этом некоторые листья находились под водой, другие — над водой, третьи были не полностью погружены в воду (иногда все листья были над водой). Часть листьев отделяли от стеблей и погружали в воду на 1/4—1/2 длины пластинки.

Результаты

Исследования показали, что листья на окольцованных стеблях старели и засыхали значительно быстрее, чем на неокольцованных, но намного медленнее, чем на побегах с надломанными стеблями и на побегах, отделенных от ветвей и высыхавших на рассеянном свете.

При полном и почти полном кольцевании стеблей (когда кора снималась с 3/4, 4/5, 5/6 или со всей окружности стебля) через 14—18 сут многие листья, расположенные выше окольцованных участков, стали красно-коричневыми, но вдоль крупных жилок у них сохранялись зеленые полосы; зеленой оставалась и базальная часть листовых пластинок. Локальное покраснение листьев также наблюдалось при кольцевании в более поздние сроки.

После частичного погружения в воду таких стеблей через 4—5 сут отмечено позеленение более или менее покрасневших листьев, полностью погруженных в воду, и подводных частей, не полностью погруженных, а через 9—10 сут все листья, в том числе надводные, сильно позеленели. Следовательно, позеленение листьев происходило при увлажнении как со смачиванием их поверхности, так и без смачивания, но во втором случае медленнее.

После позеленения покрасневших надводных листьев они нередко светлели (до светло-зеленоватой окраски), т. е. происходила переориентация изменения окраски с покраснения на посветление.

Увлажнение листьев не только вызывало позеленение, но сильно удлиняло их жизнь. Листья, оставленные на окольцованных стеблях на кустах, отмирали и засыхали через несколько недель после кольцевания, тогда как листья (надводные) на стеблях, частично погруженных в воду, нередко жили до октября, ноября и даже декабря. Полностью или сильно погруженные в воду листья довольно быстро старели и отмирали, очевидно, из-за анаэробиоза. Длительной жизни листьев на окольцованных побегах и отрезках ветвей, частично погруженных в воду, способствовало частое развитие корней в их подводной части. Позеленевшие листья в этих условиях, как видно, не только медленнее старели, но в той или иной степени омолаживались.

Некоторое обезвоживание листьев после кольцевания стеблей не препятствовало их покраснению, однако сильное обезвоживание (ведущее к подсыханию) останав-

ливало этот процесс. В таких случаях погружение листьев в воду нередко усиливало их покраснение в надводной части, а подводная часть обычно зеленела. Позеленение нередко отмечалось уже через 1—2 сут после погружения листьев в воду, а максимум зеленения часто наступал через 7—10 сут.

В ряде случаев была прослежена динамика изменения окраски наблюдаемых листьев, а именно переход зеленой окраски в коричневую, затем в красно-коричневую и наконец в красную или темно-красную. Но многие листья засыхали в фазе красно-коричневой или коричневой окраски, а у части листьев сохранилась зеленая окраска. Неполное изменение окраски (или его отсутствие) было связано прежде всего с обезвоживанием листьев в результате ускорения их старения после кольцевания.

При кольцевании *в конце июня и первой половине июля* годичных побегов или несущих их ветвей листья в первой половине или в середине августа становились красно-коричневыми или красно-коричневатыми, но многие, особенно более мелкие, сохраняли зеленую окраску. При неполном (на 1/2 или 1/3 окружности стебля) кольцевании старение и изменение окраски листьев происходило медленнее, чем при полном (или близком к полному), а часто отсутствовало (окраска листьев ниже и выше неполных колец оставалась зеленой).

При кольцевании *в начале июля* (см. рисунок, *А*) возникали акропетальные градиенты краснения; часто отмечалась связь между изменениями окраски и размерами листьев. В это время нередко краснели даже мелкие листья (2—3 см дл.) небольших побегов, сформировавшихся в пазухах листьев годичных побегов. При увлажнении более или менее покрасневшие листья зеленели, а не покрасневшие (верхние надводные) сохраняли зеленую окраску.

Через 1 мес после кольцевания в конце июля 10 листьев, отделенных от стеблей и частично погруженных в воду, позеленели за 1—3 ч.

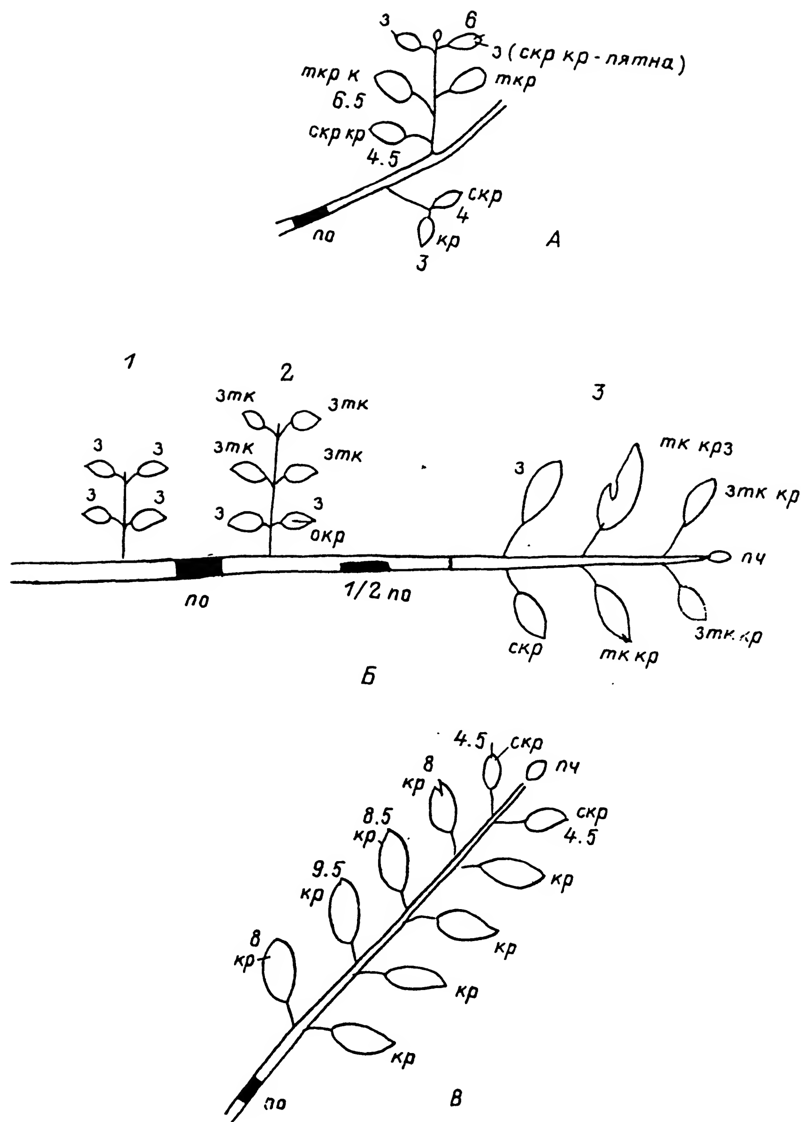
При кольцевании *в середине августа* (см. рисунок, *Б*, *В*), как и ранее, нередко нарушался градиент краснения. У некоторых годичных побегов даже через 15—17 сут после кольцевания нижние более тонкие листья сохраняли зеленую окраску, средние стали темно-красно-зелеными или темно-красными, верхние еще оставались зелеными.

В *сентябре* на некоторых побегах выявлены следующие фазы изменения окраски листьев: зеленая → светло-зеленая → желтоватая или светло-коричневая → красная. Очевидно, у них разрушение хлорофилла опережало накопление антоциана. У других побегов таких переходов в окраске не наблюдалось.

При кольцевании ветвей *в середине августа и в начале сентября* (см. рисунок, *Г*) на некоторых годичных побегах этих ветвей нижние листья пожелтели, средние остались зелеными, верхние стали зелено-коричневато-красноватыми. Желтение нижних листьев, очевидно, показывает, что их старение не было связано с накоплением антоциана. Пластинки у листьев одного побега имели следующую длину: № 1 — 7 см, № 2 — 9, № 3 — 10, № 4 — 11, № 5 — 10, № 6 — 10, № 7 — 10, № 8 — 10, № 9 — 9, № 10 — 8.5 см. Желтая окраска коррелировала с меньшими размерами нижних листьев, зеленая окраска — с более крупными размерами средних.

При кольцевании *в середине августа* часто отмечалось полное покраснение крупных листьев окольцованных годичных побегов в первой декаде сентября и сохранение зеленой окраски небольшими листьями (5—6 см дл.) их пазушных побегов; проявилась зависимость краснения от возраста и размера листьев. У крупнолистных побегов листья нередко становились темно-красными, у мелколистных — красными, красно-зелеными или оставались зелеными. Нередко проявлялась асимметрия в изменении окраски листьев. Например, левые листья становились темно-красно-зелеными и темно-красно-коричневыми, а правые — оставались зелеными. Асимметрия проявлялась в разной окраске левых и правых половин листьев. На ряде побегов (и ветвей), окольцованных в середине августа (и позже), раньше и сильнее краснели более мелкие верхние листья.

При кольцевании *во второй половине сентября* на некоторых окольцованных ветвях покраснели все листья, расположенные выше окольцованных участков (многие



Изменение окраски листьев *Swida alba* при кольцевании стеблей.

А—Е — опыты, поставленные в разные сроки вегетационного периода 1996 г. *А* — два годичных побега (6- и 2-листный) на ветви с полностью окольцованным стеблем. Кольцевание 5 VII, осмотр 25 VII. Мелкие листья двулистного побега покраснели. У шестилистного побега покраснели нижний и средние листья. Верхние листья в основном сохранили зеленую окраску, но у них появились красные и красно-коричневые пятна. *Б* — верхняя часть ветви, окольцованной 13 VIII. Осмотр 4 IX. *1* — четырехлистный побег ниже полностью окольцованного участка стебля ветви. Его листья сохранили зеленую окраску. *2* — шестилистный побег выше окольцованного участка стебля ветви. Почти все листья более или менее покоричневели. *3* — терминальный побег, расположен выше полностью окольцованного и полуокольцованного участков стебля ветви. *В* — годичный побег, полностью окольцованный 11 VIII. Осмотр 18 IX. Все листья покраснели, но в разной степени. *Г* — годичные побеги *1* и *2* и верхушка ветви *3*, полностью окольцованные 15 VIII. Осмотр 20 IX. У побега *1* лист (на стебельке) ниже кольца остался зеленым, листья выше кольца в той или иной степени покраснели и покоричневели; у некоторых отчасти сохранилась зеленая окраска. У побега *2* лист ниже окольцованного участка зеленый, листья выше кольца покраснели, но один средний лист зеленый. На ветви *3* листья терминального и бокового побегов, расположенных выше кольца, полностью покраснели. *Д* — годичный побег, не полностью окольцованный в двух участках. Кольцевание 2 X, осмотр 22 X. *Е* — окольцованный побег *1* и верхушка неокольцованной ветви 2. Кольцевание 22 X, осмотр 2 XI. На окольцованном побеге листья сохранили зеленую окраску, на неокольцованной ветви часть листьев осталась зеленой, другие полностью или почти полностью покраснели (у одного появилась желто-зеленая зона).

Цифра у листа (указана для части листьев) — длина пластинки, см. *по* — полностью окольцованный участок стебля (по всей окружности), 1/3, 2/3 *по* — участки стебля, окольцованные на 1/3 и 2/3 по его окружности, *пч* — почка. Окраска листьев: *жз* — желто-зеленая, *з* — зеленая, *зк* — зелено-коричневая, *з*(*к*) — зелено-коричневатая, *зт* — зеленая (лист темнеет), *зтк* — зелено-темно-коричневая, *зтк-кр* — зелено-темно-коричнево-красная, *к* — коричневая, *кр* — красная, *крз* — красно-зеленая, *крк* — красно-коричневая, *скр* — светло-красная, *скр-кр* — светло-красно-красная, *тз* — темно-зеленая, *тк* — темно-коричневая, *тк*(*к*) — темно-коричнево-красноватая, *тк-кр* — темно-коричнево-красная, *тк-крз* — темно-коричнево-красно-зеленая, *ткр* — темно-красная, *ткр-к* — темно-красно-коричневая.

были очень крупными — до 16—17 см дл.), а листья ниже этих участков оставались зелеными. Нередко краснели крупные листья побегов (например, терминального), а более мелкие листья (боковых побегов) оставались зелеными. Довольно часто отмечалась зональность в окраске листьев. Так, у некоторых неокольцованных побегов 1 или 2 нижних листа были зелеными в базальной части, желто-зелеными в средней и красными на верхушке.

Иногда отмечалось изменение окраски и при неполном двукратном кольцевании (см. рисунок, *Д*).

При кольцевании *в конце сентября—начале октября* на некоторых годичных побегах листья ниже окольцованных участков желтели, выше них краснели, а самые верхние еще сохраняли зеленую окраску. Часто отмечалось торможение изменений окраски листьев при более или менее полном кольцевании и более быстрое ее изменение у неокольцованных побегов (см. рисунок, *Е*), в других случаях изменения окраски происходили быстрее у листьев окольцованных побегов.

При осмотре 25 октября годичного побега с 3 кольцами (4/5, 1/3 и 2/3 по окружности стебля) все оставшиеся листья (часть опала) стали очень темно-зелеными, т. е. кольцевание способствовало стабилизации зеленой окраски.

Подведем некоторые итоги. При кольцевании стеблей годичных побегов или несущих их ветвей в июне и в июле (а нередко и позже) обычно быстрее и сильнее краснели крупные, более или менее зрелые и начинающие стареть листья (расположенные выше окольцованных участков стеблей). Обычно позже краснели или оставались зелеными более мелкие верхние листья годичных побегов, а нередко и их нижние листья.

При своевременном отделении годичных окольцованных побегов с листьями (до их сильного старения и подсыхания) от ветвей и увлажнении более или менее покрасневшие (или коричневые) листья полностью или частично зеленели и их жизнь нередко сильно продлевалась в то время как листья окольцованных побегов на кустах быстро старели и засыхали.

Зеленение листьев при увлажнении происходило быстрее в подводной части, но обычно, хотя и позже, зеленели и надводные части, а также надводные листья (на стеблях, частично погруженных в воду). Однако переувлажнение (при полном или почти полном погружении листьев в воду), временно стабилизируя зеленую окраску, ускоряло старение и отмирание листьев, сопровождавшееся сильным темнением.

Отмечены различия в реакциях листьев разных годичных побегов и их разных ярусов на кольцевание и последующее увлажнение. Эти различия выражаются в разных изменениях окраски (или их отсутствии), их скорости и интенсивности в зависимости от возраста и размеров листьев.

По мере созревания и старения листьев всех ярусов годичных побегов различия в их реакциях на кольцевание стеблей нередко в той или иной степени сглаживаются. На многих побегах краснеют все листья, в том числе верхние мелкие, а также мелкие листья пазушных побегов. Однако у многих побегов различия между листьями разных ярусов сохраняются; они выражаются в разной интенсивности красной окраски, в желтении нижних листьев, в частичном или полном сохранении зеленой окраски листьями тех или иных ярусов.

Причиной сохранения зеленой окраски или неполного краснения листьев после кольцевания, очевидно, может быть обезвоживание, так как увлажнение листьев нередко усиливает их краснение.

У зрелых и стареющих листьев тенденция к краснению усиливается и нередко проявляется при разных уровнях влажности (в опытах с побегами, частично погруженными в воду) у надводных, не полностью и полностью погруженных в воду. Однако, как правило, при более сильном увлажнении усиливается тенденция к зеленению, а при более слабом — к краснению.

По мере старения листьев в природе увлажнение в опытах все менее продлевает их жизнь, а затем начинает ускорять отмирание.

Обсуждение

Сезонные изменения окраски листьев при кольцевании стеблей

Наблюдения над листьями *Swida alba* показали, что по мере их созревания и старения возрастают скорость и интенсивность изменений их окраски после кольцевания несущих их стеблей. Это было показано при кольцевании с начала июня (когда у листьев еще не закончился рост по площади и в толщину) до конца вегетационного периода. При кольцевании стеблей в более поздние сроки усиливается их краснение, расширяются его зоны в пределах листовых пластинок, локальное краснение (тех или иных участков листа) часто сменяется краснением всей пластинки.

При кольцевании в более ранние сроки краснеют (или коричневеют) главным образом листья средних ярусов (или также нижних ярусов) годичных побегов, а при кольцевании в более поздние сроки, в период зрелости и начинающегося старения листьев, часто краснеют все или почти все листья годичных побегов.

Более молодые, обычно более мелкие листья верхних ярусов (и мелких пазушных побегов) сохраняли зеленую окраску значительно дольше более крупных и отмирали позже. Нередко они оставались зелеными до засыхания. Длительное сохранение зеленой окраски мелкими молодыми листьями, очевидно, связано, с их более медленным старением, а позже — с быстрым и сильным обезвоживанием, препятствовавшим краснению. Возможно, что образование антоциана этими листьями не происходило также из-за их незрелости, в частности из-за еще низкого фотосинтеза и слабого накопления ассимилятов.

Образование коричневой или красно-коричневой окраски — результат незавершенного краснения, которому препятствовало ускоренное старение и обезвоживание листьев (видимо, особенно быстрое у незрелых листьев с еще недостаточно сформировавшимися покровными и проводящими тканями). Это подтверждается опытами (произведенными в основном в более позднее время), когда коричневые или красно-коричневые листья частично погружали в воду, что вызывало их более или менее сильное краснение.

При сильном обезвоживании листьев краснение полностью исключается, они стареют и засыхают, сохраняя зеленую окраску. Это нередко наблюдается при кольцевании и особенно часто — при значительных надломах стеблей, в результате которых ослабляется или прекращается водоснабжение листьев. Длительное сохранение зеленой окраски верхними листьями можно отчасти объяснить и тем, что они высасывают воду из более крупных, более взрослых листьев, а после исчерпания этого источника (по мере обезвоживания крупных листьев и повышения их водоудерживающей силы) мелкие верхние незрелые листья быстро обезвоживаются, что препятствует их краснению.

Нередко наблюдалась корреляция окраски листьев с их размерами — длиной, шириной и толщиной (более сильное покраснение по мере увеличения размеров, особенно толщины).

К концу вегетационного сезона все более изменялась реакция листьев на кольцевание стеблей. Если в более ранние сроки кольцевание ускоряло или вызывало их покраснение (или пожелтение), то поздней осенью тормозило этот процесс. Очевидно, это следует объяснить прежде всего сильным ускорением старения и обезвоживания состарившихся в конце вегетации листьев (даже при сохранении зеленой окраски) после кольцевания.

Градиенты окраски листьев годичных побегов

Из-за различий в сроках и скорости старения листьев разных ярусов годичных побегов возникают градиенты их окраски. Чаще всего у неокольцованных побегов появляются акропетальные градиенты. Раньше краснеют (или желтеют) нижние, затем средние, еще позже верхние листья. Акропетальные градиенты нередко появляются и на окольцованных побегах.

На градиенты старения и окраски листьев годичных побегов, очевидно, большое влияние оказывает физиологическая активность верхушки побега. При срезании верхушки годичных побегов свидины в конце лета и в начале осени самая верхняя пара из оставшихся листьев часто краснела раньше листьев, расположенных ниже.

Нарушения градиентов изменения окраски у листьев годичных побегов свидины часто выражаются в позднем краснении листьев нижних ярусов по сравнению со средними, а нередко и с верхними. Часто нижние листья вообще не краснеют, а светлеют (до светло-зеленоватого). Очевидно, накопление антоциана у таких листьев отстает от разрушения хлорофилла.

Влияние влажности на старение и изменение окраски листьев

Многочисленные опыты показали, что увлажнение покрасневших при естественном старении листьев свидины обычно вызывает их более или менее сильное зеленение. Покрасневшие после кольцевания стеблей листья также зеленеют. Реакция листьев на увлажнение зависит от их возраста — созревания и старения до кольцевания и после него.

Зеленение покрасневших листьев после увлажнения, очевидно, показывает, что значительную роль в их краснении на кустах в природе может играть понижение влажности вследствие естественного старения на кустах или в результате ускоренного старения после кольцевания стеблей.

Доживание листьев в условиях опытов при достаточной аэрации до ноября и декабря свидетельствует о том, что увлажнение не только замедляет старение листьев, но нередко вызывает их более или менее сильное омоложение. Омоложение стареющих листьев может вызываться разными факторами, например фитогормонами (кинетином и другими). Омоложение листьев после устранения блокады оттока ассимилятов холодом показано Ю. В. Гамалеем (1990, 1996).

При кольцевании стеблей во второй половине июля и позже все более изменялась реакция листьев на увлажнение. Подводные листья обычно зеленели полностью или не полностью, а полупогруженные нередко становились красно-зелеными в подводной части и темно-красными в надводной. Следовательно, тенденция к зеленению листьев при увлажнении с возрастом ослабевала, а тенденция к краснению усиливалась. Краснение листьев все более детерминировалось прогрессирующими возрастными изменениями (очевидно, прежде всего сдвигами в метаболизме), а влияние колебаний внешних факторов уменьшалось; изменения окраски приобретали инерционный характер.

В августе и сентябре ускорялось старение и отмирание листьев при повышении их влажности; их подводные части нередко становились более или менее прозрачными (из-за автолиза). Вода из фактора, замедлявшего старение листьев, все более превращалась в фактор ускорения их старения. Это следует объяснить ослаблением процессов репарации и усилением деструктивных процессов, которые стимулировались при повышении влажности листьев.

Осенью разные уровни влажности нередко определяли желтение или краснение листьев. При этом часто выявлялось несоответствие (или неполное соответствие) между старением листьев и изменением их окраски. Критерием его была скорость отмирания после неполного погружения побегов в воду (Левин, 1986, 1989). У ряда побегов увлажненные листья различной окраски быстро отмирали, у других побегов увлажнение заметно замедляло старение и отмирание.

Влияние блокады оттока ассимилятов на старение и изменение окраски листьев

Кольцевание стеблей, как правило, ускоряет старение и изменение окраски листьев. Очевидно, главную роль в этих процессах играет блокада оттока ассимилятов.

Следует также учитывать влияние кольцевания стеблей на динамику влажности листьев. Кольцевание сильно ускоряет их засыхание, несмотря на, казалось бы,

ненарушенное водоснабжение по древесине. Очевидно, обезвоживание листьев после кольцевания стеблей вызывается ускорением их старения (в результате блокады оттока ассимилятов и нарушения циркуляции воды и других веществ в системе ксилема—флоэма), которое приводит к снижению водоудерживающей способности и «сосущей силы» листьев.

Изменения окраски листьев, в частности краснение и желтение, нередко происходят при понижении их влажности, а также при блокаде оттока. Между этими факторами, очевидно, возможна довольно тесная связь. Так, блокада оттока, вызывая старение листьев, раньше или позже может привести к их обезвоживанию, а обезвоживание листьев, по имеющимся данным (Гамалей, 1996, и др.), может вызвать блокаду оттока ассимилятов вследствие дегенерации эндоплазматического ретикулума.

Заключение

1. Кольцевание (удаление коры на тех или иных участках стеблей по их окружности), как правило, ускоряет старение и изменение окраски листьев, расположенных выше окольцованных участков (желтение, краснение и т. д.). Особенно большой эффект дает полное или близкое к полному кольцевание. По мере уменьшения его полноты (до 1/2 и особенно до 1/3 и 1/4 от окружности стебля) эффект его резко ослабевает или полностью исчезает.

2. Кольцевание проявляет свое действие в разные сроки вегетационного периода — при неполном созревании листьев, в фазах их полной зрелости и старения (летом и осенью).

Скорость и интенсивность изменений окраски листьев изменяются в зависимости от их возраста, размеров и структуры (толщины и жесткости). По мере созревания и начинающегося старения листьев влияние кольцевания на их окраску усиливается. Ускоряется и увеличивается краснение или желтение; локальное краснение листовых пластинок часто сменяется полным, возрастает его интенсивность и число краснеющих листьев. Если в первой половине лета многие нижние и верхние листья годичных побегов после кольцевания часто остаются зелеными, то в его второй половине и в начале осени нередко краснеют (или желтеют) все листья годичных побегов.

3. В конце вегетационного периода все более изменяется реакция листьев на кольцевание стеблей. В это время оно не только не ускоряет их краснения и желтения, но начинает тормозить эти процессы, способствуя стабилизации зеленой окраски при ускорении старения листьев (сопровождающегося их темнением).

4. На окольцованных и неокольцованных годичных побегах возникают как акропетальные градиенты изменения окраски листьев (от более старых нижних к средним и верхним), так и их различные нарушения, которые особенно часто встречаются у окольцованных побегов. Нарушения выражаются в более длительном сохранении зеленой окраски нижними листьями (расположенными выше окольцованных участков), в более раннем краснении верхних листьев по сравнению со средними и т. д.

5. При кольцевании стеблей многие листья не краснеют или не полностью краснеют, а становятся коричневыми или красно-коричневыми. Такая окраска листьев — часто результат незавершенного краснения из-за быстрого старения и обезвоживания, при увлажнении они нередко краснеют. Крайний, но частый случай — сохранение зеленой окраски листьями до их засыхания (что особенно характерно для молодых мелких листьев).

6. Увлажнение более или менее покрасневших (или покоричневевших) листьев, как правило, вызывает их зеленение. Зеленеют не только погруженные в воду, но и не полностью погруженные и даже надводные листья (если в воду частично погружается стебель). Жизнь не полностью погруженных и надводных листьев часто сильно продлевается.

При кольцевании в середине лета и осенью возникает и все более усиливается тенденция к краснению листьев даже при значительном увлажнении. Покрасневшие

увлажненные листья часто сохраняют красную окраску, а зеленые листья краснеют. В это время покраснение листьев становится возможным в широком диапазоне влажности. Оно все более детерминируется прогрессирующими возрастными изменениями и приобретает в значительной степени инерционный характер. Влияние вариаций внешних условий (влажности и освещенности) уменьшается, хотя полностью не исчезает. Так, тенденция к краснению обычно слабее проявляется у подводных листьев и сильнее у надводных. Покрасневшие при увлажнении листья обычно раньше или позже зеленеют.

По мере старения листьев в природе увлажнение из фактора, способствующего удлинению их жизни, все более превращается в фактор, ускоряющий их старение и отмирание.

7. У листьев окольцованных и неокольцованных побегов есть много общего в изменениях окраски при старении. В частности, у тех и других на листовых пластинках часто возникают зоны разной окраски; нередко проявляется асимметрия — разная окраска левых и правых листьев годичных побегов (зеленая, коричневая, красная и т. д.) или левых и правых продольных половин листа.

Основные отличия окольцованных побегов от неокольцованных можно, очевидно, свести к трем показателям:

а) ускорение старения и изменения окраски листьев,

б) более частая незавершенность изменений окраски листьев из-за ускоренного старения (и обезвоживания),

в) более частое нарушение акропетальных градиентов изменения окраски листьев годичных побегов.

Выражаю благодарность Ю. В. Гамалею и Т. Г. Масловой за критический анализ и помощь в подготовке рукописи к печати.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Развитие структуры и функций в связи с эволюцией цветковых растений. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Отток фотоассимилятов в природных и экспериментальных условиях // Физиология растений. 1996. Т. 43. № 3. С. 328—343.

Левин Г. Г. Возрастные изменения устойчивости к дефициту света и влаги у листьев и стеблей *Tradescantia fluminensis* (*Commelinaceae*) // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 3. С. 334—341.

Левин Г. Г. Опыт количественной оценки возрастных изменений листьев *Syringa josikaea* (*Oleaceae*) по динамике их устойчивости к дефициту и избытку влаги в течение периода вегетации // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 1. С. 72—79.

Левин Г. Г. Некоторые данные о факторах старения и изменения окраски листьев *Acer platanoides* (*Aceraceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 10. С. 132—142.

Санкт-Петербург

Получено 17 IX 1998

SUMMARY

Girdling accelerates senescence and color changes (yellowing and redding) of leaves. However, girdling made at the end of growing season delays color change but does not prevent senescence. Moistening of the detached leaves delays color change and reddened leaves may become green again.

УДК 582.594.2 : 551.448 (470.1/.25) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© Л. В. Пучнина

СОСТОЯНИЕ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) В КАРСТОВЫХ ЛАНДШАФТАХ СЕВЕРА ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

L. V. PUCHNINA. CONDITION OF *CYPRIPEDIUM CALCEOLUS* (*ORCHIDACEAE*) COENOPOPULATIONS IN KARST LANDSCAPES OF THE NORTH OF EUROPEAN RUSSIA

Приведены данные о распространении ценопопуляций *Cypripedium calceolus* в Пинежском заповеднике (Архангельская обл.) и на прилегающих территориях, о возрастной структуре и численности ценопопуляций, дана геоботаническая характеристика их местообитаний, на 4 стационарных площадях проанализирована динамика численности за 10 лет. Определяются способы самоподдержания ценопопуляций, дается оценка их современного состояния.

Ключевые слова: *Cypripedium calceolus*, север Европейской России, ценопопуляция.

Популяционные исследования *Cypripedium calceolus* L. проводились в разных частях его ареала. На севере Европейской России ценопопуляции башмачка настоящего охарактеризованы в Мурманской обл. (Воробьева, Москвичева, 1987; Блинова, 1995) и в Карелии (Дьячкова и др., 1997). Для Архангельской обл. материалы по состоянию и многолетней динамике численности ценопопуляций *C. calceolus* приводятся впервые.

В Архангельской обл. *C. calceolus* встречается спорадически в среднем течении р. Онеги, на Северной Двине (города Котлас, Архангельск), в бассейнах рек Пинега и Кулой (Мартыненко, 1976; Добряков, Симачева, 1976). Большинство местонахождений *C. calceolus* в области отмечено в районах развитого карстового рельефа.

Материал и методика

Ценопопуляции *Cypripedium calceolus* изучали в Пинежском государственном природном заповеднике (ПГПЗ) и на прилегающих к нему территориях с 1986 по 1995 г.

Район изучения характеризуется широким развитием процесса сульфатного карстообразования, что обусловливает многообразие форм рельефа. Местами кальцийсодержащие породы выходят на поверхность или перекрываются маломощным, часто разорванным почвенным покровом (гипсовые и известняковые обнажения и полузадерненные склоны речных долин и карстовых логов). Именно к таким участкам приурочено большинство встреченных популяций *C. calceolus*. Второй тип местообитаний — поймы карстовых рек и ручьев, где почвы также богаты кальцийсодержащими основаниями. Такая приуроченность *C. calceolus* подтверждает литературные данные о его кальцефильности (Вахрамеева и др., 1991).

Детальное изучение ценопопуляций *C. calceolus* на территории заповедника и в охранной зоне проводили на 4 стационарных площадках размером 10 × 10 м по известной методике (Программа..., 1986). Ниже приводится их краткая геоботаническая характеристика.

Стационарная площадка (ст. пл.) *1*. ПГПЗ, квартал (кв.) 7, правый берег р. Сотки, урочище Филипповская. Расположена в основании склона коренного берега реки. Крутизна 25—30°, экспозиция северо-западная. Обломки гипса занимают около 30 % площади. Почва скелетная, неразвитая. Еловое редколесье ивняково-зеленомошное. Древесный ярус образован *Picea obovata* (L.) Karst. с примесью *Betula pubescens* Ehrh. и *Pinus sylvestris* L. Сомкнутость крон 0.2, класс бонитета Va. Кустарниковый ярус разрежен, преобладают виды ив: *Salix arbuscula* L., *S. hastata* L., *S. recurvigemmis* A. Skvorts. В травяно-кустарничковом ярусе 16 видов, доминирует *Antennaria dioica* (L.) Gaertn; другие виды, в том числе и *Cypripedium calceolus*, малообильны. Проективное покрытие травостоя 20 %. Зеленые мхи покрывают 50 % площади, преобладает *Hylocomium splendens*.

Стационарная площадка 2. ПГПЗ, кв. 7, правый берег р. Сотки, урочище Филипповская, в непосредственной близости от ст. пл. *1*. Приурочена к слабовогнутой ложбине стока. Обломки гипса занимают около 40 % площади. Еловое редколесье костянично-зеленомошное. Древостой еловый, с примесью березы,

высотой 4—6 м. Сомкнутость крон 0.3, класс бонитета Va. Подрост образован елью (2 тыс. экз./га) и березой (1 тыс. экз./га). Подлесок состоит из 9 видов, доминируют *Alnus incana* (L.) Moench., *Rosa acicularis* Lindl, *Juniperus communis* L. Травяно-кустарничковый ярус более развит по сравнению со ст. пл. *1*, в его состав входит 21 вид, доминирует *Rubus saxatilis* L., довольно обильны *Pyrola rotundifolia* L., *Carex ornithopoda* Willd., *Arctous alpina* (L.) Niedz., *Dryas punctata* Juz., *Cypripedium calceolus*. Проективное покрытие травостоя 40 %. Состав и степень покрытия мохового яруса те же, что и на ст. пл. *1*.

Стационарная площадка *3*. Охранная зона ПГПЗ к востоку от заповедника, карстовый лог «Тараканий». Приурочена к делювиальному задернованному шлейфу лога, крутизна 10 %, экспозиция северо-восточная. Почва слабо развитая, близкое подстилание гипса. Лиственничное редколесье арктоусово-бруснично-зеленомошное. Древесный ярус из лиственницы *Larix sibirica* Ledeb. с примесью ели. Сомкнутость крон 0.2, класс бонитета V. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium vitis-idaea* L., довольно обильны *Arctous alpina, Atragene sibirica* L., *Dryas punctata, Ledum palustre* L. Особи *Cypripedium calceolus* произрастают несколькими компактными куртинами. Общее проективное покрытие 40 %. Моховой покров хорошо развит, проективное покрытие 80 %, доминирует *Pleurozium schreberi*.

Стационарная площадка *4*. Охранная зона ПГПЗ к востоку от заповедника, карстовый лог «Голубинский». Расположена в средней части лога, крутизна 45°, экспозиция юго-западная. Почва слаборазвитая, на глубине 5—20 см подстилается гипсами. Местами почвенный покров разорван, гипсовый щебень выходит на поверхность. Лиственничное редколесье арктоусово-брусничное. Древостой сложен лиственницей с примесью березы и ели. Сомкнутость крон 0.3, класс бонитета V. В травяно-кустарничковом ярусе преобладает *Vaccinium vitis-jdaea*, значительна доля *Arctous alpina*. Большинство особей *Cypripedium calceolus* произрастает компактно, узкой полосой по ложбине стока. Общее проективное покрытие 30 %. Моховой покров слабо развит, представлен отдельными пятнами *Pleurozium schreberi*.

В период массового цветения определяли численность ценопопуляций и их возрастную структуру, в период созревания семян — число плодоносящих побегов; ежегодно снимали морфометрические показания особей, в течение сезона отмечали основные фазы развития растений. Поиск *Cypripedium calceolus* на территории ПГПЗ и сопредельных районов проводили ландшафтным методом (Симачева, 1984).

Результаты и обсуждение

В результате обследования ценопопуляции *C. calceolus* обнаружены в долинах рек Сотка, Тимтома (приток р. Кёлда) и Карьяла, в окрестностях озер Белое (бассейн р. Кулой) и Горнее (ПГПЗ), прибортовой зоне прадолины р. Пинеги и на участке Беломорско-Кулойского уступа (БКУ) (рис. 1). Отмечена приуроченность местообитаний *C. calceolus* к следующим элементам рельефа и растительным ассоциациям.

1. Полузадерненные и незадерненные склоны речных долин и карстовых логов (преимущественно верхняя часть), занятые сосновыми редколесьями лишайниковыми, голубично-лишайниковыми, разнотравно-голубичными; лиственничными редколесьями арктоусово-брусничными и арктоусово-бруснично-зеленомошными; березовыми редколесьями можжевелово-костяничными.

2. Задерненные склоны речных долин и карстовых логов (преимущественно нижняя часть), занятые еловыми редколесьями ивняково-зеленомошными, ельниками брусничными, сосняками разнотравно-брусничными, березняками разнотравно-зеленомошными, осинниками костянично-вейниковыми, сосново-еловыми вейниково-разнотравными и лиственнично-еловыми разнотравными лесами.

3. Склоновые ложбины стока, занятые еловыми редколесьями костянично-зеленомошными, осиново-ольховыми разнотравными и березово-ольховыми вейниково-костяничными лесами.

4. Днища логов, занятые березняками злаково-мелкотравными.

5. Придолинная зона рек (шириной 30—50 м), занятая сосняками разнотравно-брусничными, вейниковыми; елово-сосновыми бруснично-разнотравными лесами; лиственничными редколесьями толокнянково-разнотравными.

6. Поймы карстовых рек и ручьев, занятые ельниками бруснично-разнотравными, костянично-разнотравными, аконитово-разнотравными, травяно-болотными; березняками аконитово-разнотравными; ольшаниками костянично-разнотравными.

7. Берега озер, занятые сосняками разнотравно-голубично-сфагновыми.

Проведенные исследования показали, что экологическая амплитуда *C. calceolus* достаточно широка — от пойменных ельников с богатыми и хорошо увлажненными

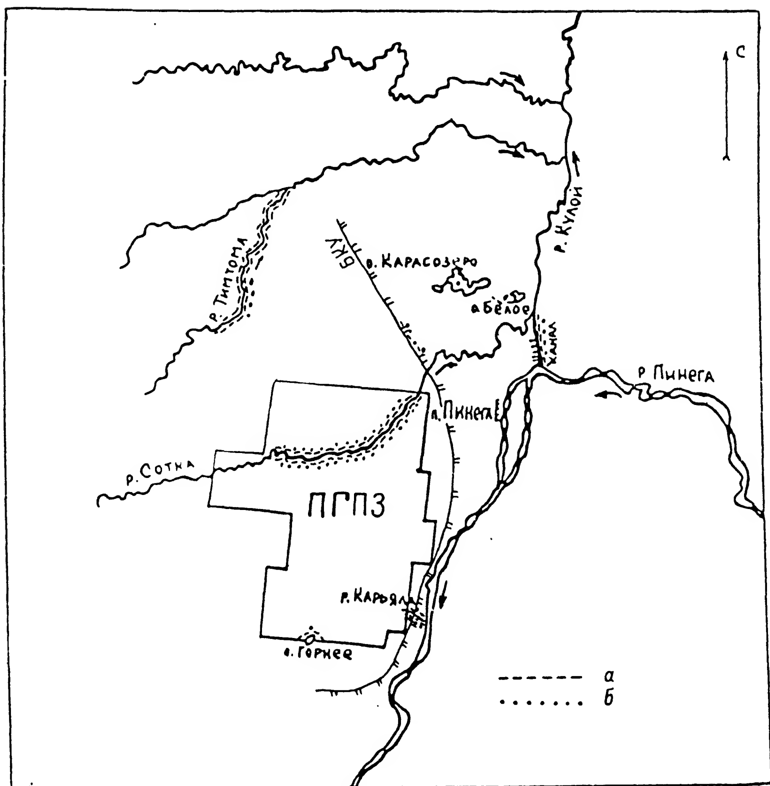


Рис. 1. Распространение *Cypripedium calceolus* в Пинежском заповеднике и на сопредельных территориях.

а — маршруты обследования, *б* — ценопопуляции *C. calceolus*.

почвами до гипсовых осыпей, не имеющих почвенного покрова. Обязательным условием произрастания является близость кальцийсодержащих соединений. Среди обнаруженных местообитаний лишь одно — у. оз. Горнего — внешне не связано с карстовым рельефом; особи *C. calceolus* произрастают здесь в сосняке разнотравно-голубично-сфагновом на повышениях микрорельефа. Очевидно, в этом случае происходит подпитка подземными карстовыми водами из оз. Карьяловского, находящегося в 1.5 км.

По морфологическим признакам особи *C. calceolus* несколько различаются в зависимости от типа местообитаний, особенно заметна разница в высоте растений. Наиболее крупные особи (генеративные побеги до 52 см выс.) отмечены в пойменных ельниках, что, возможно, объясняется как оптимальными условиями произрастания, так и затененностью участка. Самые мелкие растения встречены в осиннике костянично-вейниковом (верхняя часть склона древней долины р. Пинеги), здесь генеративные побеги едва достигали 8—10 см. По-видимому, такое состояние особей объясняется сильным влиянием *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., имеющим в данном ценозе высокое проективное покрытие. Конкурентные отношения с вейником имеют для венерина башмачка наибольшее отрицательное значение: так, в отсутствии вейника даже на гипсовых обнажениях в условиях слаборазвитых почв и дефицита влаги высота генеративных побегов *Cypripedium calceolus* достигает 18—20 см.

Среди возрастных состояний хорошо прослеживаются ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные и генеративные особи. Ювенильные особи имеют 1—2 листа 0.7—3.0 см дл., 0.4—1.0 см шир., с 1—3 жилками. У имматурных особей 2—3 листа, число жилок от 4 до 7. У взрослых вегетативных и генеративных особей 3—4 листа

9.5—16.0 см дл. (редко больше), 4.5—8.5 см шир.; число жилок 9—17. Число цветков обычно 1—2, лишь однажды встречена особь с 4 цветками (долина р. Тимтомы). Там же в 1990 г. отмечены цветки с желто-коричневой окраской околоцветника, особи с зеленовато-желтыми цветками отмечались в долине р. Сотки. На необычную окраску цветков — от лимонной до чисто-белой и зеленовато-желтой — есть ссылки в литературе (Fuller, 1970).

Численность ценопопуляций *C. calceolus* редко превышает 100 особей (побегов). Наиболее крупные ценопопуляции на территории ПГПЗ отмечены в урочище Филипповская (ст. пл. *2*, около 400 особей), а за ее пределами — в придолинной зоне р. Тимтомы (свыше 400 особей, в этой популяции отмечено наибольшее число цветущих экземпляров — 357); на Беломорско-Кулойском уступе максимальное число особей в популяции — 280; на склонах древней долины р. Пинеги — 240. Ценопопуляции, приуроченные к склонам речных долин и карстовых логов и их придолинной зоне, более многочисленны, а произрастающие в долинах рек и ручьев — в большинстве случаев состоят из небольшого числа особей. Так, на обнажениях склонов древней долины р. Пинеги средняя численность ценопопуляций *C. calceolus* — 40 ± 7.1 особей; в долине р. Карьялы — 7.2 ± 1. Как правило, популяции *C. calceolus* имеют правосторонний возрастной спектр, хотя на склонах речных долин и карстовых логов в популяциях могут преобладать молодые растения. К примеру, на склонах древней долины р. Пинеги (окр. д. Кулогоры) отмечено около 50 % популяций с левосторонним спектром. Здесь наиболее высок процент имматурных особей. Наименьшая доля молодых особей наблюдалась в популяциях, приуроченных к пойменным фитоценозам. Так, в пойме р. Сотки все ценопопуляции имеют правосторонний спектр, в долине р. Карьялы из 33 популяций преобладание имматурных особей отмечено в одном случае. Незначительная доля молодых особей в популяциях пойменных ельников может объясняться большим проективным покрытием и мощностью травяно-кустарничкового и мохового ярусов по сравнению с другими ассоциациями и, следовательно, усилением межвидовой конкуренции и ухудшением условий для прорастания семян башмачка.

Начало вегетации *C. calceolus* отмечается в середине или третьей декаде мая, массовое цветение — в третьей декаде июня—начале июля. Как правило, среди взрослых растений преобладают генаративные особи, однако в некоторые годы часть бутонов отмирает в ранних фазах развития. Засыхание части бутонов наблюдалось у *C. calceolus* и на территории Кандалакшского заповедника (Воробьева, Москвичева, 1987). Причина этого явления не установлена. Несмотря на гибель части бутонов, доля цветущих особей в общем числе взрослых растений достаточно высока — от 11 до 100 %. В среднем за период наблюдений (1986—1995 гг.) значения этого показателя были следующими: ст. пл. *1* — 74 %, *2* — 61, *3* — 59, *4* — 66 %. Сходные данные приводятся и для южной части Кандалакшского заповедника (Воробьева, Москвичева, 1987). В 1984 и 1985 гг. на о-ве Великом наблюдалось соответственно 52 и 62 % цветущих особей от общего числа крупных побегов. Число плодоносящих особей значительно ниже — от 0 до 32 % в охранной зоне и от 0 до 14 % на территории заповедника. Среднее значение этого показателя за период наблюдений на стационарных площадках: *1* — 4.2 %, *2* — 2.7, *3* — 9.6, *4* — 6.0 %. Низкая численность плодоносящих побегов *C. calceolus* на территории заповедника объясняется более суровым микроклиматом долины р. Сотки; кроме того, возможно, проникновению насекомых-опылителей к ценопопуляциям башмачка препятствует густой пойменный ельник, непосредственно примыкающий к склону. Начало созревания семян *C. calceolus* наблюдается в благоприятные годы в начале сентября. В годы с холодным и дождливым августом бóльшая часть коробочек сгнивает. Таким образом, самоподдержание популяций *C. calceolus* происходит в основном вегетативным путем, что характерно и для других частей его ареала (Денисова, Вахрамеева, 1978).

Для ценопопуляций *C. calceolus* характерен флуктуационный тип динамики численности. Колебания численности связаны в основном с биологической особен-

Динамика численности *Cypripedium calceolus* на стационарных площадках *1—4* по годам

Год	*1*				*2*				*3*				*4*			
	j	im	v	g	j	im	v	g	j	im	v	g	j	im	v	g
1986	4/13	9/29	—	18/58	150/37	180/44	19/5	59/14	—	15/52	6/20	8/28	21/18	58/49	21/18	19/16
1987	2/7	5/18	—	21/75	112/32	125/35	13/4	103/29	—	7/33	4/19	10/48	51/37	51/37	3/2	34/24
1988	—	8/29	5/18	15/54	69/27	91/36	72/29	20/8	—	13/43	8/27	9/30	23/18	67/53	11/9	26/20
1989	2/8	7/27	—	17/65	169/42	134/34	8/2	89/22	—	11/28	8/21	20/51	20/15	59/46	14/11	36/28
1990	—	9/24	4/11	24/65	39/14	90/32	23/8	127/46	—	8/20	8/20	24/60	15/14	51/46	5/4	40/36
1991	—	10/26	12/30	17/44	66/17	152/39	120/30	56/14	—	8/21	10/26	20/53	41/29	61/42	13/9	28/20
1992	1/3	10/26	4/11	23/60	57/16	124/36	71/21	94/27	—	9/24	10/28	19/50	22/21	49/48	7/7	25/24
1993	1/3	6/16	12/31	19/50	50/13	181/48	73/19	76/20	—	3/10	19/63	8/27	9/7	77/55	28/20	25/18
1994	—	2/5	10/25	27/70	73/20	132/34	78/20	101/26	—	11/24	17/38	17/38	29/17	86/52	26/15	27/16
1995	—	2/5	25/63	13/32	54/14	180/48	127/34	15/4	—	4/11	16/45	16/44	20/15	68/52	26/20	18/13

Примечание. Возрастные группы: j — ювенильные, im — имматурные, v — взрослые вегетативные, g — генеративные. Над чертой — число особей, шт.; под чертой — доля от общей численности популяций, %.

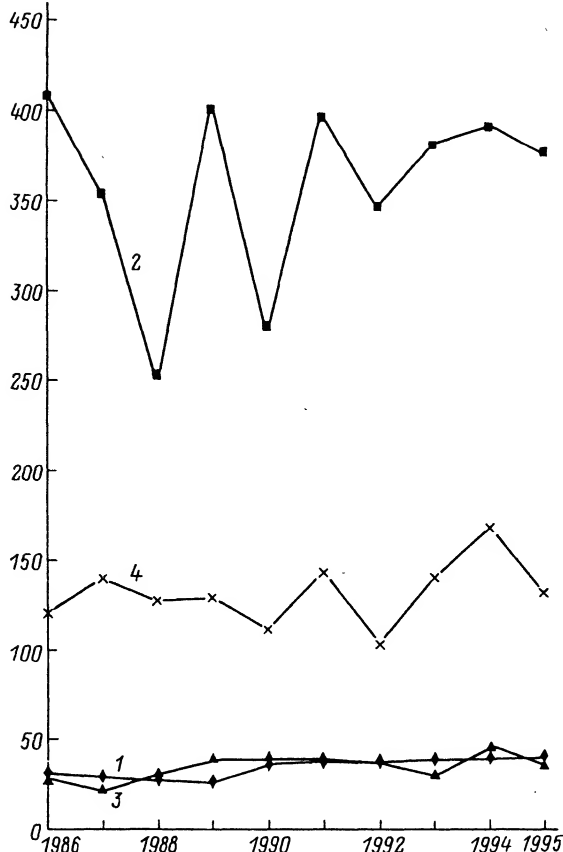


Рис. 2. Динамика численности ценопопуляций *Cypripedium calceolus* на стационарных площадках *1—4*. По оси абсцисс — годы наблюдений; по оси ординат — число особей, шт.

ностью *C. calceolus*, как и других орхидных, переходить к подземному образу жизни (Денисова, Вахрамеева, 1978). В состояние вторичного покоя могут переходить особи всех возрастных групп. Наиболее резкие изменения численности популяций наблюдались на ст. пл. *2* и *4* (см. таблицу). Минимальное число особей на ст. пл. *2* отмечалось в 1988 и 1990 гг. В первом случае снижение численности на 40 % произошло, по-видимому, в результате неблагоприятного воздействия погодных условий осенью предыдущего года (октябрь 1987 г. был бесснежным, с частыми заморозками до –9 °С). Спад численности произошел в основном за счет ювенильных и имматурных возрастных групп, но и большинство взрослых особей (80 %) находилось в вегетативном состоянии. Снижение численности особей в 1990 г. произошло в результате обвала гипсовой осыпи, когда более 50 % молодых побегов было завалено гипсовыми обломками, взрослые же особи смогли пробиться между камнями (иногда при этом сильно искривлялся стебель) и цвели особенно дружно. В дальнейшем численность ценопопуляции восстановилась. Колебания численности в малочисленных популяциях (ст. пл. *1* и *3*) также довольно заметны (до 50 %), однако ввиду небольшого числа особей трудно выявить зависимость колебаний от каких-либо факторов. Колебания численности особей в разных популяциях не совпадают по годам, однако в последние годы (с 1990 по 1994 г.) на ст. пл. *2* и *4* отмечается корреляция динамики численности особей (рис. 2).

Заключение

Таким образом, состояние ценопопуляций *C. calceolus* в карстовых ландшафтах севера Европейской России относительно стабильно. Ценопопуляции северной части ареала по сравнению со средней полосой России (Денисова, Вахрамеева, 1978) более многочисленны, в большинстве случаев полночленны. Динамика их численности носит флуктуационный характер. Несмотря на большое число цветущих особей, у *C. calceolus* наблюдается слабое плодоношение; самоподдержание популяций происходит в основном вегетативным способом. Карстовый рельеф создает большое число подходящих для произрастания башмачка местообитаний. Как правило, эти местообитания труднодоступны, малопригодны для хозяйственного освоения, редко посещаются местными жителями, поэтому ценопопуляции *C. calceolus* в настоящее время испытывают минимальный антропогенный пресс. Однако в связи с наметившейся тенденцией развития туризма в районе исследований есть опасение, что вблизи пещер и других уникальных геологических образований состояние ценопопуляций *C. calceolus* может быть ухудшено.

Работа выполнена благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 96-05-65905).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Блинова И. В. Эколого-биологические особенности некоторых представителей семейства *Orchidaceae* Мурманской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1995. 24 с.

Вахрамеева М. Г., Денисова Л. В., Никитина С. В., Самсонов С. К. Орхидеи нашей страны. М., 1991. 224 с.

Воробьева Е. Г., Москвичева Л. А. Материалы по биологии венерина башмачка *Cypripedium calceolus* L. в Кандалакшском заповеднике // Редкие виды растений в заповедниках. М., 1987. С. 137—146.

Денисова Л. В., Вахрамеева М. Г. Род Башмачок (Венерин башмачок) — *Cypripedium* L. // Биологическая флора Московской области. М., 1978. Вып. 4. С. 62—70.

Добряков П. М., Симачева Е. В. О флоре Пинежско-Верхнекулойского района (Архангельская область) // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 9. С. 1244—1265.

Дьячкова Т. Ю., Милевская С. Н., Скороходова С. Б. Распространение и состояние ценопопуляций *Cypripedium calceolus* (*Orchidaceae*) в заповеднике «Кивач» (Карелия) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 2. С. 90—96.

Программа и методика наблюдений за ценопопуляциями видов растений Красной книги СССР. М., 1986. 34 с.

Симачева Е. В. Ландшафтный метод полевых флористических исследований на примере Европейского Севера СССР // Изв. ВГО. 1984. Т. 116. Вып. 1. С. 14—20.

Мартыненко В. А. Род *Cypripedium* L. — Башмачок // Флора северо-востока европейской части СССР. Л., 1976. Т. 2. С. 121—122.

Fuller T. Frauenschuh und Riemenzunge. Die Orchideen von Deutschland. Berlin, 1970. T. 1. S. 1—20.

Пинежский государственный природный заповедник
пос. Пинега, Архангельская обл.

Получено 1 XII 1997

SUMMARY

Condition of *Cypripedium calceolus* coenopopulations in karst landscapes of European north of Russia is relatively stabe. The karst relief creates a large number of suitable habitats for *C. calceolus*. As a rule, coenopopulation are numerous, in the majority of cases are represented by all age groups. Their frequencies fluctuate. The self-maintenance of the coenopopulations is realized mainly by a vegetative way.

УДК 581.524.43 : 551.432 (481.7) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© В. Б. Куваев

ВЫСОТНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ В СЕВЕРНОЙ НОРВЕГИИ

V. B. KUVAEV. AN ALTITUDINAL DISTRIBUTION OF VASCULAR PLANTS IN NORTH NORWAY

Данной статьей завершается серия публикаций о высотном распределении сосудистых растений в горах севера Евразии от Кольского п-ова до Камчатки. Высотные профили прокладывались в 1995 г. в области Тромсё. Выделено 11 высотно-ценотических групп (ВЦГ) от I (растения побережий и прилежащих частей лесного пояса) до XI (растения пояса гольцовых пустынь). Проведено сравнение с ВЦГ Хибин, выявлены сходство и различия.

Ключевые слова: высотные профили, высотно-ценотические группы, Норвегия, сосудистые растения.

Данным сообщением заканчивается полувековой период исследований автора по высотному распределению растений в субарктических горах Евразии от Кольского п-ова (Серебряков, Куваев, 1951/1952) до Камчатки (Куваев, 1993).

О значении исследований высотного распределения видов говорилось неоднократно (Куваев, 1978, 1990, и др.). По высотному распределению растений в Скандинавии благодаря работам R. Jørgensen (1936), P. Benum (1958), T. Engelskjøn (1994), T. Engelskjøn, O. Skifte (1995) и др. накоплен ценнейший материал. Но обычно внимание исследователей сосредоточивалось на выявлении *верхних границ* распространения растений. Однако такая характеристика односторонняя: так, для арктических и арктоальпийских видов важнее выявление *нижних границ*. Единичные находки видов на исключительно больших высотах (*Juniperus communis*[1] — 1100 м; Engelskjøn, Skifte, 1995 : 23, и т. п.) могут быть связаны со случайным заносом, например птицами, и мало помогают представить реальное распределение видов по высотам. Используемый нами метод высотных профилей (Серебряков, 1945; Куваев, 1952, 1980а, б; Kuvajev, 1976, и др.) позволяет получать не только объективные, основанные на математической обработке данные о высотном распределении каждого вида на протяжении *всего профиля*, но и данные об изменении высотного распределения всей *совокупности видов* растений, т. е. о флоре данной местности в ее зависимости от высоты гор. Дальнейшее сопоставление высотного распределения растений на разных территориях позволяет перейти к решению задач фитохорологии и наконец к рассмотрению некоторых обстоятельств эволюции таксонов.

Работы в северной Норвегии проходили с 17 VII по 16 VIII 1995 г. в области Тромсё с базированием в г. Тромсё и в окрестностях с. Барду. Размеры территории — около 1000 км^2. Диапазон исследованных высот — 0—1000 м над ур. м. Основные ботанико-географические пояса: 1) древесной растительности (до березовых криволесий включительно) — 0—380 м над ур. м.; 2) подгольцовых тальников (местами) — (380) 440—515; 3) альпийско-тундровый — 380 (515)—825; 4) гольцовых пустынь — выше 825 м; 5) нивальный — нами не исследовался. Анализу высотного распределения видов предшествовала тщательная обработка гербария флоры сосудистых растений.

Флора сосудистых растений исследованной территории в пределах областей Тромсё по нашим данным, явно неполным даже при учете некоторых публикаций (Lid, Lid, 1994; Engelskjøn, 1994; Engelskjøn, Skifte, 1995), насчитывает 30 видов и подвидов. Они распределяются по 11 высотно-ценотическим группам (ВЦГ).

При наличии видов в описаниях их высотная приуроченность выражается в процентах от общего числа описаний на данной ступени.

[1] Авторы видов — см. С. К. Черепанов, 1995.

I ВЦГ — растения побережий и прилежащих частей лесного пояса. Это самая крупная группа — 51 таксон (табл. 1). Повышенная численность объясняется объединением в I ВЦГ фактически нескольких групп: растений солоноватых литоралей (*Honckenya peploides*...[2]), предгорных шлейфов (*Myricaria germanica*...), болот, приуроченных к шлейфам (виды *Eriophorum, Carex*...), синантропных растений (виды *Euphrasia*), «беглецов» из культуры (*Heracleum «laciniatum»*). Все они размещаются обычно между горизонталями 0 и 100 м, разграничить их по эколого-ценотическим признакам подчас трудно. Но есть сближающие их признаки кроме высотного интервала: большинство этих видов — бореальные, причем собственно бореальных — 16 (*Matteuccia struthiopteris*...), гипоарктобореальных — 9 (*Carex limosa*...), арктобореальных — 3 (*Eriophorum latifolium*...). Видов, переходных к неморальным, — 3 (*Veronica officinalis*...), плюризональных — 6 (*Luzula multiflora*...). Из прочих элементов выделяется гипоарктический (*Betula alba* subsp. *subarctica*..., всего 5 видов). По типам ареалов группа несколько уклоняется от ожидаемого. Европейский тип, который, казалось бы, должен преобладать, представлен довольно скромно — 20 видов, из них западно-европейских — 7 (*Myricaria germanica*...), распространенных по всей Европе — 3 (*Ptarmica vulgaris*...); североевропейский подтип представлен *Luzula sudetica*; сибирско-европейских видов — 6 (*Myosotis arvensis*...). Господствуют виды с очень широкими типами ареалов — циркумполярные (23 вида, включая циркумбиполярный *Carex magellanica* subsp. *irrigua*), голарктические (*Glaux maritima*...), палеарктические (*Carex cespitosa*...), амфиатлантические (*Epilobium davuricum* subsp. *arcticum*), амфиконтинентальные (*Honckenya peploides*).

Таким образом, I ВЦГ образована преимущественно видами, тяготеющими к более южным зонам, но способными заходить далеко в Заполярье. Среди них преобладают виды с широкими ареалами, прежде всего циркумполярные; роль европейского типа сравнительно невысока.

II ВЦГ — растения лесного пояса. Это 29 видов, встречающихся в сомкнутых прямоствольных лесах; в березовые криволесья они не заходят, обычно избегая и литоралей с прилежащими подошвами склонов, т. е. типичный высотный интервал их обитания — 100—300 м над ур. м. (табл. 2). Естественно, в этой группе собственно лесных растений преобладают бореальные: их 10 (*Melica nutans*...), а с гипоарктобореальными (*Caltha palustris*...) — 16. Характерно участие бореально-неморальных *Milium effusum* и *Polygonatum verticillatum* — косвенное свидетельство того, что именно высоты 100—300 м над ур. м. для ряда бореальных видов наиболее благоприятны. Гипоарктических видов 2 — *Alchemilla borealis* и *Euphrasia hyperborea*. Прочие элементы представлены 1 видом каждый.

Соотношения между типами ареалов сравнительно с I ВЦГ смещаются в пользу европейских видов, хотя собственно европейских только 6 (*Larix decidua*...), но к ним добавляются кавказско-западно-европейский *Polygonatum verticillatum* и др.; всего европейский тип насчитывает 10 видов. Циркумполярных видов 6 (*Lycopodium annotinum*...); с голарктическим *Milium effusum* и палеарктическим *Tussilaga farfara* широкоареальных видов 8. Существенно представлены евразиатские виды — их 5 (*Pinus sylvestris* subsp. *lapponica*...).

Следовательно, по геоэлементному составу II ВЦГ — наиболее южная, характеризующаяся преобладанием бореальных видов при участии неморальных, а по типам ареалов — преимущественно европейская: здесь сосредоточены особенно требовательные элементы флоры.

III ВЦГ — растения пояса древесной растительности. Как ясно из названия, образующие группу 34 вида занимают весь пояс, составляемый лесами и расположенными выше березовыми криволесьями до их верхней границы (табл. 3), т. е. интервал

[2] Из-за невозможности полного перечисления видов данного геоэлемента или типа ареала (что сделано в таблицах) в тексте приводится как пример только один характерный вид.

ТАБЛИЦА 1

I ВЦГ — растения побережий и прилежащих частей лесного пояса

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %			Верхний предел, м*
			Высота над ур. м., м			
			<100	100	200	
Matteuccia struthiopteris	б	ц				477
Equisetum × trachyodon	б	ка-зе	13			520
Triglochin maritimum	пз	ц	13			547
Alopecurus arundinaceus	б	е-аз	13			
Agrostis stolonifera × tenuis	пз	сиб-е-саз	13	13		
A. straminea	га-б	зе	13			
Poa alpigena	а-га	ц	13			1380
P. pratensis	пз	ц	13			500
Festuca rubra	б	ц	25			460
Elymus arenarius	га-б	зе	13			
Eriophorum latifolium	аб	ц	13			469
E. vaginatum	аб	ц	13			1000
Trichophorum alpinum	га-б	ц	13			510
Carex adelostoma	га	ц		13		950
C. cespitosa	б	па	13			26
C. dioica	б	е	13			1380
C. echinata	н-б	ам-е	13	13		400
C. flava	б	ам-е	13			677
C. limosa	га-б	ц		13		520
C. magellanica subsp. *irrigua*	б	ц-биполяр.	25			832
C. media	га-м	ц	25			
C. pauciflora	га-б	ц	13			340 (500?)
C. rostrata	ц	ц	25			730
Luzula multiflora	пз	зсиб-ка-е		25		550
Maianthemum bifolium	б	саз		13		
Goodyera repens	б	ц		13		350
Salix pentandra	б	зсиб-е		25		285
Betula alba subsp. *subarctica*	га	зе	38			940
Atriplex calotheca	га	зе	13			
Sagina procumbens	б	ц	13			600
Honckenya peploides	а	амф-ок	13			
Cochlearia officinalis	а-га	зе	13	13		180
Drosera rotundifolia	б	ц	25	13		505
Geranium albiflorum aff.	га-м	еаз	13			
Myricaria germanica	пз	зе		13		230
Viola epipsiloides	аб	ц	13			828 ut *V. epipsila*
Epilobium davuricum subsp. *arcticum*	а	амф-атл	13			840
E. montanum	н-б	е	25	13		340
Heracleum «laciniatum»			13			
Andromeda polifolia	га	ц	25	13		900 incl. var. *pusilla*
Oxycoccus microcarpus	б-га	ц	25	13		600
Glaux maritima	пз	гол	13			
Menyanthes trifoliata	га-б	ц	13			826
Myosotis arvensis	пз	сиб-е	13			540

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %			Верхний предел, м*
			Высота над ур. м., м			
			<100	100	200	
Veronica officinalis	б-н	ка-е	13			550
Euphrasia suecica	га	зе	13	13		
E. vernalis	б	зсиб-е	13			
Rhinanthus minor	б	зсиб-е	13		13	812
Pedicularis palustris s. l.	б	зсиб-е	13			214
Matricaria hookeri	а	ц	13			308
Ptarmica vulgaris	га-б	е	13			350

Примечание к табл. 1—10. Геоэлемент: а — арктический, а-ал — арктоальпийский, а-б — арктобореальный, ал — альпийский, б — бореальный, га — гипоарктический, косм — космополитный, мет — метарктический, м — монтанный, н — неморальный, пз — плюризональный, суб — субальпийский, подгольцовый. Тип ареала: аз — азиатский, аляс — аляскинский, ам — североамериканский, амф-атл — амфиатлантический, амф-еаз — амфиевразиатский, амф-кон — амфиконтинентальный, амф-ок — амфиокеанический, атл — атлантический, гол — голарктический, е — европейский, зе — западноевропейский, ка — кавказский, па — палеарктический, сиб — сибирский, скан — скандинавский, саз — среднеазиатский, ц — циркумполярный. Прочие сокращения: в — восточный, з — западный, с — северный, ср — средне-, ю — южный; «~» — почти, приблизительно. * — по: Engelskjøn, Skifte, 1955, и др.

высот — от 0 до приблизительно 400 м над ур. м. (единичные виды в составе криволесий — до 500 м).

Численность бореальных видов достигает максимума — их 17, половина всего состава (*Athyrium filix-femina*...). К ним близки 3 неморально-бореальных (*Paris quadrifolia*...) и арктобореальный *Melampyrum pratense*. В целом доля бореального элемента достигает приблизительно 60 %. Собственно гипоарктических видов 4 (*Salix lapponum*...); с близкими к ним бореально-гипоарктическими растениями в этом геоэлементе 7 видов. Прочие элементы несущественны.

По типам ареалов состав III ВЦГ довольно пестр, но в нем выделяются европейский тип (6 видов — *Picea abies* subsp. *fennica* и др.) и близкие подтипы — западно-европейский, сибирско-европейский (по 3) и др. Всего видов, как собственно европейских, так и определенно тяготеющих к Европе в своем распространении, — 19. На втором месте циркумполярные — 6 (*Vaccinium vitis-idaea*...) и другие широкоареальные виды — голарктические (3), амфиокеанические (1), амфиевразиатские (1).

Таким образом, по биогеографическим показателям II и III ВЦГ очень близки: они разделяются нами потому, что относятся к разным высотным подпоясам: II ВЦГ занимает подпояс сомкнутых прямоствольных лесов, III — как названный подпояс, так и подпояс березовых криволесий, т. е. весь пояс древесной растительности.

IV ВЦГ — растения лесов, заходящие в высокогорья (38 видов). Растения этой группы (табл. 4) имеют широкую экологическую амплитуду и занимают бо́льшую часть исследованного профиля до высот 700 (900) м над ур. м. Соответственно значителен удельный вес гипоарктических видов — 9 (с альпийско-гипоарктическим *Baeothryon cespitosum*) и гипоарктомонтанным *Juniperus nana*. Но ведущее место еще удерживают бореальные виды (23), хотя состав их субэлементов меняется: собственно бореальных 13 (*Dryopteris carthusiana*...), арктобореальных 6 (*Eriophorum polystachion*...), гипоарктобореальных 3 (*Calamagrostis neglecta* s. l. ...), неморально-бореальный 1 (*Solidago virgaurea* s. l. ...). Из прочих элементов упомянем плюризональный — 3 вида (*Deschampsia cespitosa*...).

ТАБЛИЦА 2

II ВЦГ — растения лесного пояса

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %					Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м					
			<100	100	200	300	400	
Cystopteris fragilis		косм		13				780
Dryopteris filix-mas	б	ц	13	25				530
Pteridium aquilinum		косм		+*				
Equisetum sylvaticum	б	косм	38	13	13	13	13	897
Licopodium annotinum	б	косм	13	25	25	13		970
Pinus sylyestris subsp. *lapponicum*	пз	е-аз	25	13	13	13		432(900)
Larix decidua (интрод.)	м-суб	е		13				
Picea glauca (интрод.)	б	ам		13	13			
Milium effusum	б-н	гол	13		25	25		821
Melica nutans	б	аз-е		13	13			760
Agropyron mutabile	га-б	аляс-е-аз			13			720
Luzula sudetica	м	е	13	13				834
Polygonatum verticillatum	б-н	ка-зе			13			530
Salix arbuscula	га-м	е	13		25			550
Alnus incana subsp. *kolaensis*	б-га	е	25	25	13			674
Caltha palustris	га-б	ц	38	13	13			930
Ranunculus repens	б	е-аз		13			13	700
Ribes spicatum subsp. *laponicum*	га-б	е-аз		13			13	720
Rubus idaeus	б	сиб-ка-е		13	13			619
Alchemilla borealis	га	скан	13	13				
A. glabra	га-м	е	13	13	25			890
Padus avium	га-б	е-аз			13			550
Moneses uniflora	б	ц		25				373
Euphrasia hyperborea	га	е-аз	13	13		13		480
Linnaea borealis	га-б	ц	25	38	25			1100
Tussilago farfara	га-б	па		25	38			845
Crepis paludosa	б	е		13	13			621
Hieracium agg. *murorum*	б	е	25	25	25	13		599
H. agg. *prenanthoides*	б-м	е	13	13		13		896

Примечание.* Знаком «+» отмечены виды, не найденные нами при прокладке профилей.

По типам ареалов и здесь господствуют широкоареальные таксоны — их 20: циркумполярных 16 (*Lycopodium annotinum* subsp. *dubium*...), голарктических 3 (*Equisetum scirpoides*...), космополит 1 (*Poa annua*). Число европейских видов сравнительно с III ВЦГ несколько убывает — их 11. Видов, свойственных преимущественно Азии, 6 (*Astragalus frigidus*...).

Следовательно для видов IV ВЦГ, свойственных не только поясу древесной растительности, но и освоивших значительную часть здешних суровых высокогорий, характерно наряду с очень высоким удельным весом бореальных видов усиление гипоарктического элемента. Сохраняется высокая роль широкоареальных таксонов.

V ВЦГ — высотные убиквисты. Растений, способных заселить в условиях Заполярья почти весь профиль, немного. Но входящие в V ВЦГ 10 таксонов (табл. 5), находящихся в зоне своего экологического оптимума, большей частью выступают как доминанты в растительном покрове. Уже а priori можно утверждать, что бореальные

ТАБЛИЦА 3

III ВЦГ — растения пояса древесной растительности

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %						Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м						
			<100	100	200	300	400	500	
Cystopteris montana	га-м	гол		13		13			900
Athyrium filix-femina	б	гол	38	63	25	25			600
Phegopteris connectilis	н-б	ц	38	50	50	75			1048
Picea abies subsp. *fennica*	б	е	25	38	13	13			480
Juniperus communis	б	ц	13	38		13			1110
Calamagrostis purpurea s. l.	б-м	амф-еаз	25	25	63	38	13	25	1075
Carex vaginata	б	ц	13		25	13	13		1000
Luzula pilosa	н-б	ам-е-сиб	38	63	13	38			600
Paris quadrifolia	н-б	е-сиб	25	13	13	13	13		500
Dactylorhiza fuchsii subsp. *psychrophila*	га	сиб-е	13	13	25		13		600
Listera cordata	пз	гол		13				13	600
Populus tremula	б	е-аз	13		13				750
Salix caprea	б	аз-е		13		13			431
S. lapponum	га	з-сиб-е	25		13		13	25	1120
S. myrsinifolia	б	з-сиб-е	63	50	63	38	63	13	
S. myrsinites	а-ал	е	13			13			1150
Betula alba subsp. *callosa*	га	зе	13	63	75	75	25		
Cerastium fontanum	б	е				13			860
Sorbus aucuparia subsp. *glabrata*	га	е	100	100	88	63	25	13	760
Rubus saxatilis	б	аз-е	38	50	63	38	25		847
Comarum palustre	б	ц	38	13	13				900
Geum rivale	б	сиб-ка-е	38	25	38	13	13		705
Filipendula ulmaria	б	сиб-ка-е	38	38	38	38	13		847
Epilobium lactiflorum	а-ал	амф-ок		13	13	13			900
Anthriscus sylvestris	б	е-аз		25	13	13	13	13	830
Angelica sylvestris	б	сиб-е	13	13	13				789
Pyrola rotundifolia	б	сиб-ка-е			13	13			
Vaccinium vitis-idaea	б-га	ц	63	50	50	25	25		1380
Melampyrum pratense	а-б	сиб-е	88	63	63	50	13		700
M. sylvaticum	м-га	е	63	50	63	75	25	13	647
Valeriana sambucifolia	га-б	е	50	13	25	13	13		720
Cirsium heterophyllum	б	е-сиб	25	13	25		13		1117
Cicerbita alpina	м	зе		13	38	38			999
Hieracium agg. *bifidum*	б	зе			13	13	13		

виды отойдут здесь на задний план. Действительно, бореальный вид здесь 1 — *Trollius europaeus*; к нему близки доминанты здешних горных пустошей — арктобореальный *Vaccinium myrtillus* и гипоарктобореальный *Deschampsia flexuosa*. Типический элемент V ВЦГ — гипоарктический — представляют доминант (порой эдификатор) подгольцовых тальников *Salix glauca* и *Taraxacum croceum* s. l. Ведущая роль принадлежит различным вариантам альпийского и субальпийского элементов, к которым относится половина состава V ВЦГ (*Anthoxanthum alpinum, Empetrum nigrum* subsp. *hermaphroditum* и др.).

ТАБЛИЦА 4

IV ВЦГ — растения лесов, заходящие в высокогорья

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %									Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м									
			<100	100	200	300	400	500	600	700	800	
Dryopteris carthusiana	б	сиб-ка-е	50	38	25	38		13	25			
D. expansa	б	гол		13		13		13				909
D. linneana	б	ц	75	88	75	100	13	25	13			710
Equisetum arvense s. l.	аб	ц	13	13	25	13	25	13		13		1260
E. scirpoides	аб	гол			13						13	1102
Lycopodium annotinum subsp. *dubium*	га	ц		13	38	13				13		970
Juniperus nana	га-м	е-аз-ам	38	25	25	38	38	13	25	13		1110
Agrostis gigantea	б	е-аз	38	25	13	13	25					
A. tenuis	б	зсиб-е	50	50	25	38	13	25				1106
Calamagrostis neglecta s. l.	га-б	ц		13					13			1150
Deschampsia cespitosa	пз	гол	63	63	63	38	50	13				999
Poa annua		косм	13					13				550
P. nemoralis	н	ц		13			13	13				1000
Festuca ovina	б	е-аз-ам		13		13	13					1450
Eriophorum polystachion	а-б	ц	13		25				13			1115
Baeothryon cespitosum	ал-га	ц	25	13	13			13				860
Carex brunnescens	га-б	ц		13	13			13		13		1075
C. juncella	га-б	е-сиб	13			13				13		825
Juncus filiformis	б	ц	13		13		13	13	13			810
Stellaria nemorum	б	е	13	25	25	3	13	13				757
*Ranunculus acris**	б	сиб-е	25	25	25	25	25			13		1100
Parnassia palustris s. l.	а-б	ц	13		25		13					1190
Rubus chamaemorus	га	ц	38	13	25			38				1115
Astragalus frigidus	га-м	е-аз		13						13		1080
Geranium sylvaticum	пз	сиб-ка-е	38	75	75	75	50	25		13		1100
Viola palustris	б	амф-атл	13	13	13	13						925

Epilobium hornemannii	ал	ц		23		25**						1000
Chamaenerion angustifolium	а-б	ц	13	25	25	13	13	13			13	1099
Angelica archangelica s. l.	б	е	13							13		
Chamaepericlymenum suecicum	га	ц	88	88	100	100	88	63	13			700
Pyrola minor	б	ц	25	13	38	50	38		13			950
Calluna vulgaris	пз	амф-атл	13	13	25		13					650
Vaccinium uliginosum s. str.	га	ц	50	50	38	25	50	25				1100
Trientalis europaea	а-б	ц	88	75	88	63	38	38	13			1010
Myosotis sylvatica s. l.	б	е				25	13		13	13		
Euphrasia frigida	га	ам-зсиб-е	13	13	25	13	25	13	25	13		1050
Solidago virgaurea	н-б	эсиб-ка-е	75	75	63	88	38	38		13		1300
Gnaphalium norvegicum	га-суб	амф-атл			13	13	13	13	13	13		1120

П р и м е ч а н и е.* Норвежские ботаники понимают *Ranunculus acris* очень широко, включая в него *R. glabriusculus*, *R. lanuginosiformis* и др. ** *Epilobium hornemannii* отмечен нами также на ступени 900 м (33 %).

ТАБЛИЦА 5

V ВЦГ — высотные убиквисты

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %											Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м											
			<100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	
Anthoxanthum alpinum	га-суб	е-сиб	25	50	13	88	50	50	88	63	63	67		1100
Deschampsia flexuosa	га-б	амф-ок	88	100	88	88	100	100	75	63	13	33		1200
Salix glauca	м-га	ц	13	13	38	13	63	50	38	25	25	33		1340
Polygonum viviparum	а-ал	ц	38	25	38	50	75	88	50	75	75	100	100	1440
Trollius europaeus	б	е		13	38	25	38	13	25	13	13	33		1220
Viola biflora	а-ал	ц	38	13	63	75	63	75	50	50	50	67	50	1269
Vaccinium myrtillus	а-б	ц	88	100	100	100	100	100	88	50	25	33		1100
Empetrum nigrum subsp. *hermaphroditum*	га-ал	амф-атл	75	50	50	63	100	75	100	75	50	33	50	1200
Saussurea alpina	аб-ал	е-сиб	38	38	38	50	63	25	25	63	25	67	100	1435
Taraxacum croceum s. l.	га	амф-атл	13		25	38	63	63	38	38	13	33	100	1400

ТАБЛИЦА 6

V ВЦГ — растения, тяготеющие к пределу древесной растительности

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, % Высота над ур. м., м										Верхний предел, м
			<100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	
Athyrium distentifolium	м-суб	гол		25		13	13	38	13				1039
Polystichum lonchitis	а-ал	ц				13							1050
Botrychium boreale	б(га)	аляс-е-аз				13							650
Equisetum pratense	б	ц	25	38	38	63	50	13	13	13			1107
Selaginella selaginoides	га-суб	ц	13		13		38	13		13	13		1140
Calamagrostis epigeios × purpurea	пз	е-аз				13							
Nardus stricta	б	е	13	13	25	25	25	13					1118
Carex aquatilis	га-б	ц					13						950
C. atrata	а-ал	е			25	13	25	25	25	13			1102
C. atrofusca	а-ал						25						1100
C. capillaris	га-ал	ц				13	13						1650
C. cinerea	га	ц-биполярный						13					900
C. pallescens	пз	гол				13							521
Luzula multiflora subsp. *frigida*	а	е-зсиб							13				550
Coeloglossum viride	б	е-фз				13	25				13		937
Leucorchis albida	а-ал	амф-атл				13	13		13				995
Salix lanata	ал-га	ц					38	38	13	13	25	67	1080
S. myrsinifolia subsp. *borealis*	га-суб	е				13	13						560(937?)
S. phylicifolia	б-га	сиб-е				13							900
Betula ×kusmisscheffii	га	зсиб-е					13						
B. tortuosa subsp. *czerepanovii*	га-суб	е-сиб	50	38	38	50	88	38	25	13			940
Rumex alpestris	га-суб	е-аз	25	25	38	63	50	50	13	25			1070
Melandrium dioicum subsp. *lapponicum*	б	зсиб-е				13		13		13			1007
Ranunculus subborealis	аб	е-аз	13	13	13	50	13						
Saxifraga aizoides	а-ал	амф-атл	13		25	13	13	25				33	1200

Rubus arcticus	б-га	ц			13								1010
Alchemilla glomerulans	га-суб	амф-атл			13	38	25	38					1020
A. murbeckiana	га-м	зсиб-е					38	13		13		33	870
A. wichurae	а-суб	зе				13	25	13	13				750
Vicia cracca	б	е-аз				25	38	13	13				600
Epilobium alsinifolium	суб	зе				13							889
Orthilia secunda	б	ц				13							540
Primula scandinavica	га?	скан						+					680
Pinguicula vulgaris	б	ц			25	25	13		25				1100
Campanula rotundifolia var. *arctica*	а-га	ц	13				38	13	13	13			1118
Antennaria nordhageniana	га-м	скан						13					700
Achillea millefolium	б	зсиб-е					13						900
Leontodon pseudotaraxaci	ал	зе			25		13						
Hieracium agg. *atratum*	ал	сиб-е			13	13	38	25	25				

Среди типов ареалов характерны амфиатлантический и амфиокеанический (табл. 5). 4 вида — циркумполярные (*Polygonum viviparum...*). Лишь *Trollius europaeus* имеет более локальный европейский ареал.

Итак, для убиквистов — наиболее широко распространенных на профиле растений данной местности — характерно преобладание альпийских, субальпийских и гипоарктических видов, чаще широкоареальных; специфичны растения океанического климата.

VI ВЦГ — растения, тяготеющие к пределу древесной растительности (39 таксонов, табл. 6). В горах северной Норвегии, как и в других субарктических горах, субальпийский (≈подгольцовый) пояс (~300—400 м) обладает рядом особенностей, благоприятных для растений, особенно травянистых многолетников и высокорослых кустарников (Горчаковский, 1954; Малышев, 1973). Сосредоточенные здесь виды связаны не столько с высотными изменениями климата в целом, сколько с локальными факторами (Куваев, 1980 а, б). Значительная часть этих видов находится на географическом пределе распространения, особо нуждается в благоприятных условиях, и состав геоэлементов в этой группе очень пестр. Последнее объясняется также тем, что верхний предел древесных — это «перекресток» лесных видов, заходящих в гольцы, и гольцовых, заходящих в леса. Бореальных и близких к ним видов 10, многие близки к северному пределу своего распространения (*Nardus stricta, Coeloglossum viride...*). По численности к ним приближаются гипоарктические и близкие виды — их 7 (*Carex cinerea...*). Но особенно существенно значение горных элементов (11 видов) — альпийского (*Leontodon pseudotaraxaci...*), субальпийского (*Epilobium alsinifolium*), гипоаркто-субальпийского (*Selaginella selaginoides...*). Арктоальпийских видов — 5 (*Leucorchis albida...*).

Очень разнообразен набор типов ареалов. И здесь четко выделяются широкоареальные виды — 12 циркумполярных (включая циркумбиполярный *Carex cinerea*), 2 голарктических (*Athyrium distentifolium...*), 3 амфиатлантических (*Saxifraga aizoides...*). Вторая группа типов — европейские, их 7, включая фенноскандинавский *Antennaria nordhageniana*. Сибирско-европейских видов — 6 (*Salix phylicifolia...*). Наконец, выделяются 5 евразиатских видов (*Vicia cracca...*). Характерно преоблада-

ние многолетних трав, повышенное участие осок (6 видов), манжеток (3), высокорослых кустарников — в (3) и т. п.

Итак, VI ВЦГ — единство не столько биогеографическое, сколько экологическое, что уже отмечалось для плато Путорана (Куваев, 1980а) и Приполярного Урала (Куваев, 1980б). Отсюда пестрота геоэлементов и типов ареалов.

VII ВЦГ — растения тундрового пояса,[3] заходящие в лесной (21 таксон, табл. 7). Виды VII ВЦГ занимают основную часть профиля выше границы древесных, но спускаются в лесной пояс до высоты 200 м над ур. м., а в единичных случаях — до уровня фьордов. В наборе геоэлементов происходит резкий перелом: исчезают бореальные таксоны (единственный — *Huperzia selago*, представленный высокогорной разновидностью var. *appressa* (Desv.) Kuv. — Куваев, 1980а); арктобореальный субэлемент представлен только *Antennaria dioica*, утрачивающим в горах субарктики свою «лесную природу»; гипоарктических видов всего 2. На первый план выходят арктоальпийские виды — их 12, т. е. 57 % (*Salix herbacea*...); среди них несколько особое место занимают *Thalictrum alpinum, Phyllodoce caerulea, Bartsia alpina*, приближающиеся к убиквистам, но с той разницей, что их встречаемость в лесном поясе резко падает. Возрастает число арктических и метаарктических таксонов — их 4.

По типам ареалов почти половина видов (10) — циркумполярные (*Tofieldia pusilla*...); амфиатлантических видов — 4 (*Bartsia alpina*...), амфиокеанический — 1 (*Phyllodoce caerulea*), сибирско(или азиатско)-европейских — 5 (включая заходящий в Северную Америку *Poa alpina*).

В общем VII ВЦГ (первая из высокогорных) характеризуется резким переходом господства к арктоальпийским видам с очень широким распространением — циркумполярным, амфиатлантическим и т. п.

VIII ВЦГ — растения тундрового пояса, заходящие на побережья. Самая маленькая группа (табл. 8) — 7 таксонов, распространенных в основном в тундровом поясе, но после значительного перерыва, приходящегося на лесной пояс (100—300 (400) м), обнаруживающихся на побережьях. Аналогичная группа описана ранее для гор Путорана (VIII ВЦГ; Куваев, 1980а). Эти виды объединяет способность существовать как на пространствах тундрового пояса, так и в озерных котловинах, на берегах фьордов — в местообитаниях с резко выраженными температурными инверсиями. Как показали наблюдения в горах Путорана, они расселяются из тундрового пояса в приозерья и тому подобные местообитания по долинам и руслам речек, стекающих с гольцов.

Географо-генетический состав пестрый, но преобладают высокоарктические и высокогорные виды — *Saxifraga stellaris, Astragalus alpinus* subsp. *arcticus* и др.; лишь *Salix hastata* приближается к гипоарктическим. По типам ареалов — это растения с широким расселением, кроме европейского *Hieracium* agg. *nigrescens.*

IX ВЦГ — растения тундрового пояса (42 таксона, табл. 9). В этой группе сосредоточены высокогорные виды, не переносящие как условий под пологом древостоя, так и экстремальной обстановки гольцовых пустынь. Высотный интервал их обитания — (300) 400—900 (1000) м над ур. м. Первенство делят элементы арктоальпийский (*Trisetum spicatum* и др., 17 таксонов, 41 %) и арктический (8 собственно арктических таксонов, 9 метаарктических, 2 уклоняющихся к гипоарктическим). Это группа, максимально приближенная к флоре тундровой зоны: южные элементы сокращены до минимума, гипоарктических видов всего 2, бореальные представлены только *Pyrola media*, меняющим здесь экологическую нишу с лесной на высокогорную. Среди типов ареалов господствует циркумполярный — 19 таксонов (*Calamagrostis lapponica, Vaccinium uliginosum* var. *microphyllum* и др.). По широте

[3] По характеру растительности и другим показателям правильнее называть этот пояс альпийско-тундровым; тундровым он называется для краткости.

ТАБЛИЦА 7

VII ВЦГ — растения тундрового пояса, заходящие в лесной

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %											Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м											
			<100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	1000	
Huperzia selago	б	ц					13	50	38	25	25			1635
Poa alpina	а-ал	ам-зсиб-е			13	25	38	13	38	50	25	33		1100
Festuca vivipara	мет	ц		13			25	13	25	38	13	33		1660
Carex concolor	мет	ц			13	25	25	25						
C. vaginata subsp. *quasivaginata*	а-ал	ц		13				13	13	25				
Juncus trifidus	а-ал	амф-атл				13	50	63	88	75	75	33	50	1178
Salix herbacea	а-ал	атл			13	13	38	75	75	75	75	100		1560
S. reticulata	а-ал	ц			13	13	38	13	25	13	38	33	50	1350
Betula nana	га	зсиб-е			13	25	38	38	50	13	13			1100
Ranunculus glabriusculus	а	сиб-е					13	13	13	13				
Thalictrum alpinum	а-ал	ц	13		13	13	38	13	25	13	13	67	50	1200
Potentilla crantzii	га-м	амф-атл					38	13	25	13	13	33	50	1390
Alchemilla alpina	а-ал	амф-атл				38	38	63	63	25	38	33		975
Pyrola grandiflora subsp. *norvegica*	а	ц					13			13		33		930
Phyllodoce caerulea	а-ал	амф-ок	13	13	13	25	13	38	75	50	25	33	100	1390
Arctous alpina	а-ал	ц					50	38	25	13	13			1075
Vaccinium vitis-idaea subsp. *minus*	а-ал	ц				13	38	50	75	50	63	33	50	1380
Bartsia alpina	а-ал	амф-атл	13		13	13	25	25	38	13	13	67		1200
Pedicularis lapponica	а-ал	ц					38	63	38	13	25	33		1300
Solidago virgaurea subsp. *lapponica*	га	зсиб-е		25	25	13	25	25	38	25	25	33		1300
Antennaria dioica	а-б	е-аз					38	13	38	13	25	33		1210

ТАБЛИЦА 8

VIII ВЦГ — растения тундрового пояса, заходящие на побережья

Вид	Геоэле-мент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %										Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м										
			<100	100	200	300	400	500	600	700	800	900	
Equisetum variegatum	а-м	ц	13						25		13	33	1320
Phleum alpinum	га-ал	амф-ок	13		13	25	25	25	13	25			1100
Tofieldia pusilla	мет	ц	13						38	13	13	33	1038
Salix hastata	суб-га	аляс-е-аз	13				38	38	25	38			550
Saxifraga stellaris	а	амф-атл	13					25					1390
Astragalus alpinus subsp. *arcticus*	мет	ц	13						13	13	13	33	1390
Hieracium agg. *nigrescens*	а-ал	е	25	13		25	13	25	25	25			914

ТАБЛИЦА 9

IX ВЦГ — растения тундрового пояса

Вид	Геоэле-мент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %								Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м								
			300	400	500	600	700	800	900	1000	
Cystopteris regia	м-ал	ка-зе				13	13				780
Cryptogramma crispa	а-ал	ка-е				13		13			875
Lycopodium alpinum	а-ал	ц	13		13		25	13	33		1220
L. clavatum subsp. *monostachyon*	га	ц		13	13						1000
Calamagrostis lapponica	га	ц			25	25	38	13	33	50	1200
Trisetum spicatum	а-ал	ц				13	50	50	33	50	1565
Poa glauca subsp. *glaucantha*	мет	ц				13					1480
Festuca brachyphylla	мет	ц					13	13			
F. rubra subsp. *arctica*	а	ц		13				13			1150
Carex lachenalii	а-ал	ц	13	13	13	25	13	13	33		1550

C. nardina	а	атл					13				1320
C. norvegica	мет	ц		13							1055
C. parallela	а	атл					13	13			1110
C. rupestris	а-ал	ц				25	25	25			1425
Luzula nivalis	а	ц				13					1440
L. spicata	а-ал	амф-атл-з-ам		38	50	50	63	75	100	50	1350
Rumex acetosa subsp. *lapponica*	га-а	сиб-е				13	13	13	33		1070
Dichodon cerastoides	а-ал	ам-аз-е			13			13	33		1220
Cerastium alpinum subsp. *alpinum*	а-ал	ц				13	38	50	33	50	1450
C. alpinum subsp. *glabratum*	а-ал	атл		13			13				1010
Arenaria norvegica	а-ал	скан					+				800
Viscaria alpina	мет	амф-атл		13			13				1030
Ranunculus lanuginosiformis	а	е-сиб			13	13	13		67		
Cardamine bellidifolia	а-ал	ц			13	25	25				1630
Draba fladnizensis	а-ал	ц					+				1320
D. lactea	а	ц					13	25			1565
D. norvegica	га-а	е-амф-атл					13				1300
Saxifraga nivalis	а-ал	ц				13					1530
Dryas octopetala s. l.	мет	аляс-аз-е		13	13	25	25	63	33		1415
Epilobium anagallidifolium	а-ал	амф-ок							13		1200
Pyrola media	б	сиб-ка-е					13				580
Ledum palustre subsp. *decumbens*	мет	ц								+	900
Loiseleuria procumbens	а-ал	ц			38	50	63	38	25		1150
Andromeda polifolia var. *pusilla*	мет	аляс-е-аз					13*				900
Vaccinium uliginosum var. *microphyllum*	а-ал	ц			50	38	75	13	13		1330
Diapensia lapponica	а-ал	амф-атл			13	13	13	13	13		1480
Gentiana nivalis	а-ал	е			25	13					1224
Veronica alpina s. l.	а-ал	амф-атл			25	25	25	25	38	33	1300
Pedicularis flammea	а	амф-атл								33	1200
Pinguicula alpina	мет	сиб-е					13	13			1070
Antennaria alpina	мет	скан					25	50	38	33	1050, 1530
Petasites frigidus	а-б	ц						13			1380
Taraxacum arcticum	а	е-аз				13					
T. spectabile gr.	а-ал	е				13					600?

Примечание. **Andromeda polifolia* var. *pusilla* отмечен также на ступени 200 м в болоте (13 %).

распространения к нему приближаются 7 амфиатлантических видов (*Viscaria alpina*...). (Северо)атлантическими можно считать *Carex nardina, C. parallela, Cerastium alpinum* subsp. *glabratum*.

В целом IX ВЦГ — высокоширотная группа с преобладанием арктоальпийских и арктических видов с весьма широким ареалом (циркумполярных, амфиатлантических и др.).

X ВЦГ — растения пояса гольцовых пустынь, заходящие в нижние пояса. Относящиеся к X ВЦГ 22 таксона (табл. 10) — обитатели наиболее суровых ландшафтов гольцово-пустынного пояса, способные, однако, конкурировать с видами, господствующими ниже, особенно в тундровом поясе. Арктические виды почти уравновешиваются здесь по числу с арктоальпийскими — их 9 (4 собственно арктических, 5 метаарктических). Арктоальпийские виды сохраняют едва выраженный перевес — их 10 (*Silene acaulis*...). Набор типов ареалов почти тот же, что и в IX ВЦГ: господствуют циркумполярные таксоны — 9 видов (*Huperzia arctica*...), амфиатлантические — 6 (*Carex bigelowii*...) и амфиокеанические — 2 (*Luzula arcuata* s. l. ...).

В общем в экстремальных условиях гольцовых пустынь ареалогический состав видовых комплексов стабилизируется: господство делят арктические и арктоальпийские виды с очень широким долготным диапазоном.

XI ВЦГ — растения пояса гольцовых пустынь. Небольшая группа (табл. 11) — 14 таксонов, способных выживать в предельно суровых условиях гольцовых пустынь (800—1000 м над ур. м.), но не выносящих конкуренции других видов и не заходящих в сообщества тундрового пояса с их сомкнутым растительным покровом. Высоты появления некоторых из этих таксонов не были достигнуты, и они приводятся по литературным источникам. Число геоэлементов сокращается до 2. Господствуют арктические таксоны — их 9, в том числе 3 метаарктических (*Salix polaris*...). Другой элемент — арктоальпийский, 5 таксонов (*Poa arctica*...). Сильно сокращается и набор типов ареалов. Преобладают виды с очень широким распространением: циркумполярные — 7 (виды *Ranunculus* и др.), амфиатлантические — 2 (*Beckwithia glacialis*...). В общем для XI ВЦГ характерны видовая бедность и крайняя унификация наборов геоэлементов и типов ареалов.

Особенности высотного распределения видов растений в северной Норвегии могут наиболее отчетливо проявиться при сравнении с ближайшими из обследованных нами гор — именно с Хибинами (Серебряков, Куваев, 1951/1952; личные материалы автора). Набор ВЦГ в северной Норвегии совпадает с таковым в Хибинах — их по 11 (табл. 12). Почти совпадают и суммы таксонов в этих ВЦГ — их соответственно 307 и 306, при этом видовой состав семейств нередко совпадает до долей процента. По численности видов наиболее различаются I, VI и X ВЦГ.

I ВЦГ (в северной Норвегии — 51 вид, в Хибинах — 20). Вероятно, важнейшая причина — гораздо большая суровость условий в приозерных котловинах Хибин из-за температурных инверсий (в Норвегии холодный воздух стекает по фьордам к морю). Но в Хибинах далеко не каждый профиль доводился до озера, а в северной Норвегии большинство их начиналось от берегов фьордов.

VI ВЦГ — 39 и 21 вид. Благодаря океаничности климата северной Норвегии в составе наиболее благоприятного для растения субальпийского пояса продвигается на север почти вдвое больше требовательных к теплу, увлажнению и пр. южных видов, чем в более континентальных условиях Хибин.

X ВЦГ — 22 и 5 видов. Столь далекое расселение вниз по профилю растений гольцовых пустынь в северной Норвегии, возможно, объясняется также высокой океаничностью климата, нивелирующей условия профиля и благоприятствующей пустынным растениям в их конкурентных отношениях с тундровыми.

Оставляя в стороне VI ВЦГ (растения, тяготеющие к пределу древесной растительности) как переходную и V ВЦГ (убиквистов) как распространенных по всему

ТАБЛИЦА 10

X ВЦГ — растения пояса гольцовых пустынь, заходящие в нижние пояса

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %								Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м								
			300	400	500	600	700	800	900	1000	
Huperzia arctica	мет	ц	13	13	50	13	38	38	67	50	1635 (ut *H. selago*)
Hierochloë alpina	а-ал	ц		13	13		13			50	1340
Festuca ovina subsp. *elata*	а-ал	е-аз		13	25	75	75	50	67	100	1450 (ut *F. ovina* s. str.)
Carex bigelowii	мет	амф-атл		25	38	50	38	50	67	100	1490
Luzula arcuata	а	амф-ок			13		25	38	33	+	1200 (1560)
Oxyria digyna	а-ал	ц				25	25	13	33	100	1450
Minuartia biflora	а-ал	ц					13			50	1560
Silene acaulis	а-ал	аз-ам-е		25	50	75	75	100	100	100	1530
Ranunculus nivalis	а	ц			13		38	13	33	50	1450
Draba crassifolia	а-ал	амф-ок					13				1350
Arabis alpina	а-м	амф-атл				25	13	13		100	1400
Rhodiola rosea	суб	е-аз			13	25	25	38	33	50	1381
Saxifraga cernua	а-ал	ц				13	13	13		50	1675
S. oppositifolia	мет	ц				25	25	38	67	50	1677
Potentilla crantzii × *gelida*	га-ал	е		13		13			67	50	
Sibbaldia procumbens	а-ал	ц		13	13	25	38	25	67	50	1390
Cassiope hypnoides	а	амф-атл				13	38	25	33	100	1540
C. tetragona	мет	ц				13			33	50	1520
Erigeron uniflorus subsp. *borealis*	мет	амф-атл		13		13	13	25	33	50	940
Antennaria porsildii	а	амф-атл			13	25		13		50	1500
Gnaphalium supinum	а-ал	амф-атл	13		25	38	25	38	67	50	1272
Hieracium alpinum	а-ал	зсиб-атл		25	50	63	38	38	67	100	1200

ТАБЛИЦА 11

XI ВЦН — растения пояса гольцовых пустынь

Вид	Геоэлемент	Тип ареала	Высотная приуроченность, %				Верхний предел, м
			Высота над ур. м., м				
			700	800	900	1000	
Deschampsia alpina	а-ал	амф-атл					1677 (1700)
Poa arctica	а-ал	ц					1530 (2050)
Luzula confusa	а-ал	ц				50	1677
L. confusa × *arcuata*	а	е	13	25		50	
Salix polaris	мет	аляс-е-аз	13	13	100	100	1530
Cerastium arcticum	а	е-ам		13			1700
Beckwithia glacialis	а-ал	амф-атл	25	13	33	100	1700
Ranunculus pygmaeus	мет	ц			33	50	1565
R. sulphureus	а	ц					1220 (1240)
Saxifraga nivalis subsp. *tenuis*	а	ц				100	1675
S. rivularis	а	ц					1675 (1994)
Pedicularis hirsuta	а	ц				50	1395
Erigeron uniflorus subsp. *eriocalyx*	а-ал	е-сиб		13			1380 (ut *E. uniflorus*)
Antennaria lanata	мет	е-аз				50	1445

ТАБЛИЦА 12

Высотно-ценотические группы северной Норвегии и Хибин

Северная Норвегия: ВЦГ	Число видов	Хибины: ВЦГ	Число видов
I — растения побережий и прилежащих частей лесного пояса	51	I — растения приозерий	20
II — растения лесного пояса	29	II — растения подпояса лесов и редколесий с елью	67
III — растения пояса древесной растительности	34	III — растения пояса древесной растительности	38
IV — растения лесов, заходящие в высокогорья	38	IV — растения лесов, заходящие в высокогорья	46
V — высотные убиквисты	10	V — высотные убиквисты	8
VI — растения, тяготеющие к пределу древесной растительности	39	VI — растения, тяготеющие к пределу древесной растительности	21
VII — растения тундрового пояса, заходящие в лесной	21	VII — растения тундрового пояса, заходящие в лесной	37
VIII — растения тундрового пояса, заходящие на побережья	7	VIII — растения тундрового пояса, заходящие в приозерья	18
IX — растения тундрового пояса	42	IX — растения тундрового пояса	35
X — растения пояса гольцовых пустынь, заходящие в нижние пояса	22	X — растения пояса гольцовых пустынь, заходящие в лесной пояс	5
XI — растения пояса гольцовых пустынь	14	XI — растения пояса гольцовых пустынь	11

	Северная Норвегия	Хибины
Всего видов	307	306
В том числе:		
видов ВЦГ пояса древесной растительности (I—IV)	152, 49.5 %	171, 55.9 %
видов высокогорных ВЦГ (VII—XI)	109, 35.5 %	106, 34.6 %

профилю, получаем: всего в высотно-ценотических группах пояса древесной растительности (I—IV) в северной Норвегии 152 (49.0 %), в Хибинах — 171 (55.9 %). Более показательно число высокогорных видов (VII — XI ВЦГ): в северной Норвегии и Хибинах оно почти одинаково — 109 и 106 видов. Следовательно, независимо от частных различий в численности ВЦГ (что отмечено выше), наиболее отчетливый в условиях Заполярья показатель (численность высокогорных видов, связанных с наиболее суровыми условиями) оказывается одинаков. В обеих горных системах с возрастанием ранга ВЦГ (по положению на профиле) унифицируется географо-генетический и ареатипологический состав. Это говорит о высокой ботанической общности областей. На всем протяжении изученного нами севера Евразии эти 2 области обладают наибольшим сходством.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Горчаковский П. Л. Лесная растительность подгольцового пояса Урала // Сб. тр. по лесн. хоз-ву. Свердловск, 1954. Вып. 2. С. 15—65.

Куваев В. Б. Высотное распределение растительного покрова Ляпинского Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1952. 15 с.

Куваев В. Б. Закономерности высотного распределения растений в приполярных горах Евразии // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 8. С. 1175—1187.

Куваев В. Б. Высотное распределение растений в горах Путорана. Л., 1980а. 252 с.

Куваев В. Б. Закономерности высотного распределения растений на Приполярном Урале // Продуктивность и рациональное использование растительности Урала. Свердловск, 1980б. С. 35—73.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений лесного пояса на хребте Колымский // Биол. науки. 1990. № 10 (322). С. 113—123.

Куваев В. Б. Высотное распределение сосудистых растений в горах Кроноцкого заповедника (восточная Камчатка) // Бот. журн. 1993. Т. 73. № 5. С. 25—48.

Малышев А. А. Изменение ростовых процессов у растений в горах при резкой смене экологических условий // Бот. журн. 1973. Т. 58. № 11. С. 1669—1673.

Серебряков И. Г. Анализ высотного распределения растений горных ельников Заилийского Алатау // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1945. Т. 50. Вып. 5-6. С. 126—137.

Серебряков И. Г., Куваев В. Б. Материалы о высотном распространении растений в условиях Хибинских гор // Уч. зап. МГПИ им. Потемкина. Тр. кафедры ботаники. 1951/1952. Т. 19. Вып. 1. С. 49—74.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Benum P. The flora of Troms fylke // Tromsø Museum Skrift. 1958. Vol. 6. 402 p.

Engelskjøn T. High- and mid-alpine vegetation in North Scandinavia // Tromura. Tromsø Museum rapportserie. 1994. N 74. 65 p.

Engelskjøn T., Skifte O. The vascular plants of Troms, North Norway // The flora of Troms fylke. 1995. 227 p.

Jørgensen R. Die Höhengrenzen der Gefäβpflanzen in Troms fylke // Kong. Norske Videnskab. Sel. Skr. 1936. N 8. 1937. 106 p.

Kuvajev W. B. Die Gesetzmäβigkeiten der Höhenverteilung der Pflanzen in subpolaren Gebirgen Eurasiens // Feddes Repertorium. 1976. Bd 87. H. 9—10. S. 643—657.

Lid J., Lid D. T. Norsk flora. 6. utråve. Oslo, 1994. 1016 p.

Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Москва

Получено 14 III 1997

SUMMARY

307 species of vascular plants in north Norway (0—1000 m above s. l.) are revealed by way of laying altitudinal profiles. Eleven altitudinal-coenotic groups (ACG) are recognised, I — plants of fiord-coasts and adjacent parts of the forest belt (51 species; 0—100 m); II — plants of the forest belt (29; (0) 100—300); III — plants of the woody belt (incl. the crooked-stem birch forests) (34; 0—400 (500)); IV — plants of woods, ascending to the high mountains (38; 0—700 (900)); V — high-mountain ubiquists (10; 0—1000); VI — plants, attracted towards timber-line (39; (100)

300—400 (900)); VII — plants of the alpine-tundra belt, descending to the woods (21; (100) 200—1000); VIII — plants of the tundra belt, descending to the fiord-coasts (7; 0—100; 300 (400)—700 (900)); IX — plants of the alpine-tundra belt (42; (300) 400—900 (1000)); X — plants of the alpine deserts, descending to the lower belts (22; 400—1000); XI — plants of the alpine-deserts belt (14; (700) 1000—1000).The set of ACG and their distribution along the profile are very similar in north Norway and Hibine-mountains.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.998 (479)

© А. Д. Михеев

ОБЗОР ВИДОВ РОДА *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА. 1. ПОДРОДЫ *CENTAUREA—HYALINELLA*

A. D. MIKHEEV. SYNOPSIS OF THE SPECIES OF THE GENUS *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) FROM THE CAUCASUS. 1. SUBGENERA *CENTAUREA—HYALINELLA*

Приведен критический конспект кавказских видов *Centaurea* с синонимикой, типификацией, распространением по районам флоры Кавказа по форме, принятой для издания *Конспект флоры Кавказа* (Меницкий, 1991), по материалам кавказского, европейского и стран Передней Азии гербария, хранящегося в LE, а также гербария Пятигорской фармацевтической академии и личных сборов автора на Кавказе. В первой части дается конспект подродов *Centaurea, Cyanus, Jacea, Amblyopogon, Xanthopsis, Sosnovskya, Odontolophus, Odontolophopsis, Pseudohyalea, Hyalinella*, расположенных по системе, принятой во «Флоре СССР» (1963, т. 28).

Ключевые слова: *Centaurea*, обзор, Кавказ, систематика, география.

Система рода *Centaurea* еще не разработана окончательно. Многие таксоны трибы *Centaurinae* у разных авторов фигурируют в различных рангах — от рода до секции. Нами приняты состав рода и расположение подродов по системе, изложенной во «Флоре СССР» (1963, т. 28), за исключением *Psephellus*, который рассматривается в качестве самостоятельного рода.

Для объективной оценки объема и ранга таксонов были приняты во внимание геологическая история и изменения палеогеографической обстановки на территории Европы и Юго-Западной Азии, масштабы смещения и перестройки флор, возможные пути расселения (и преобразования) видов под влиянием материковых оледенений четвертичного периода, наличие 2 мощных центров эволюции рода — южноевропейского горного и переднеазиатского. Первому из них свойственна группа таксонов так называемых настоящих васильков (подроды *Lopholoma, Jacea, Cyanus, Acrolophus* и, вероятно, *Phalolepis*), по разнообразию и богатству форм которых горы Европы далеко превосходят все другие территории ареала рода. Кавказ и Переднюю Азию эта группа заселила позднее, где получила «второе дыхание»; здесь возникли, например, секция *Fischerianae* (в составе подрода *Cyanus*), подрод *Sosnovskya* (от подрода *Acrolophus*; Тахтаджян, 1936), возможно, подрод *Rhizocalathium* (от секции *Acrocentron* в подроде *Lopholoma*; Цвелев, 1959). Виды настоящих васильков обычно политипичны, имеют сложную внутреннюю структуру, занимают обширные ареалы. Поэтому в отношении эколого-географических рас таких видов нами чаще применяется ранг подвида. При этом мы усматриваем для кавказских представителей васильков, имеющих центр происхождения на Западе, более поздними меридиональные связи в силу их совсем недавней общей судьбы на Русской равнине и Кавказе, особенно Северном, в фазы миграций материковых оледенений и, разумеется, связи, установившиеся в голоцене.

Переднеазиатский центр (возможно, вторичный), особенно Армянское нагорье, и Кавказ характеризуются группой эндемичных по сути моно- и олиготипных, как предполагается, сальтационного происхождения (Тахтаджян, 1983; Габриэлян, Файвуш, 1989) таксонов: *Amblyopogon, Xanthopsis, Sosnovskya, Odontolophopsis, Pseudohyalea, Hyalinella, Rhizocalathium, Pseudoseridia* и др., принимаемых разными авто-

рами в ранге родов, подродов, секций. Относящиеся сюда виды, очевидно, еще очень молоды, это так называемые микровиды, они образовались в результате «...действия фактора изоляции небольших популяций и высокой мозаичности биотопов в горных условиях», а также повышенного уровня «...мутагенеза благодаря высокой сейсмичности региона» (Габриэлян, Файвуш, 1989: 201). Вееры таких микровидов мы чаще принимаем как агрегаты.

Centaurea L.

Subgen. 1. *Centaurea*

1. *C. ruthenica* Lam. aggr.

1a. *C. ruthenica* Lam. 1785, Encycl. Meth. Bot. 1:663.

Описан из Восточной Европы по культивированным образцам («Cette plante croit dans la Russie, la Moscovie»).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЦК: В. Кум.; ЮЗ: Ерев,: Дар., Нах., Занг.

Указан для ЦК: В. Тер.; ВК: Ассо-Арг. (Галушко, 1980: 231).

Центр. (юго-вост.), Юго-Вост., Вост. Европа; Сев. (юг Западной Сибири), Юго-Зап. (зап. Иран, сев.-вост. Афганистан, Пакистан); Ср., Центр. (сев.-зап. Китай и Монголия) Азия.

1b. *C. tamanianae* M. V. Agab. 1989, Биол. журн. Армении, 42, 3: 186.

Описан из Армении (Ширак). Тип: «Ахурянский р-н, с. Крашен, г. Марал, правый борт ущелья Махари-дзор, 1800 м, горная степь, 27 VII 1987, К. Таманян, Г. Файвуш, М. Агабабян» (ERE).

ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Дар.

Эндемик.

1c. *C. hajastana* Tzvel. 1959, Бот. мат. (Ленинград) 19: 411. — *C. ruthenica* auct. non Lam.: Bordz. 1931, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 5: 67.

Описан из Армении (Ширак). Тип: «Армения, Джаджур, 23 VII 1931, Н. Кецховели, Т. Прокофьева» (ERE).

ЮЗЗ: Араг.

Эндемик.

1d. *C. razdorskyi* Karjag. 1963, Фл. СССР, 28: 607; он же, 1961, Фл. Азерб. 8: 464, descr. ross.

Описан из Азербайджана. Тип: «Azerbaidzania, Kobustan, mons Agh-burun, 12 VI (fl.) et 14 VII (fr.) 1952, I. Karjagin» (BAK).

ВЗ: Ширв.

Эндемик.

Примечание. Среди выделенных из *C. ruthenica* мелких кавказских видов географически и морфологически наиболее обособленным представляется *C. razdorskyi*. Однако описание *C. hajastana* и *C. tamanianae* с Кавказа и *C. talievii* Kleop. с юга Восточной Европы стирают эту обособленность в значительной мере. Все они распространены в пределах ареала *C. ruthenica* s.str.

Subgen 2. *Cyanus* (Mill.) Spach

Sect. 1. *Cyanus*.

Сюда мы относим как однолетние васильки, так и многолетние — с голубыми и иной окраски краевыми цветками (но не желтыми), с корневищем, снабженным более или менее утолщенными шнуровидными придаточными корнями и образующим на разветвлениях, как правило, розетки листьев, усыхающих ко времени цветения.

2. *C. triumfettii* All. aggr.

2a. *C. atrata* Willd. 1803, Sp. Pl. 3: 2290. — *C. huetii* Boiss. 1856, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 2, 3: 69. — *C. fischeri* subsp. *cyanea* Sosn. 1926, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 2: 84, p.p. — *C. acmophylla* auct. non Boiss: Карягин, 1961, Фл. Азерб. 8: 469, p.p. — *C. triumfettii* auct. non All.: Wagenitz, 1975, Fl. Turk. 5: 576, p.p.; он же, 1980, Fl. Iran. 139b: 414, p.p. (Group C); Габриэлян, 1995, Фл. Армении, 9: 408, p.p.

Описан из северо-восточной Турции: «... in Armenia»

ЦЗ; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. и вост. Турция).

Примечание. С. К. Черепанов (1963: 411) во «Флоре СССР» отказался от названия *C. atrata*, широко применявшегося в литературе по флоре Кавказа, главным образом на основании того, что в протологе указывалась малая высота растений описываемого вида (7.5—17.5 см). Учитывая огромную вариабельность морфологических признаков *C. triumfettii* s.l., а также то, что это самое старое название,

примененное для растений этого родства с территории северо-восточной Турции, мы восстанавливаем его согласно правилам приоритета.

2b. *C. acmophylla* Boiss. 1856, Diagn. Pl. Or. Nov. ser. 2, 3: 68; Карягин, 1961, Фл. Азерб. 8: 469, p.p. — *C. zangezura* Grossh. in Sosn. 1926, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 2: 89. — *C. fischeri* subsp. *cyanea* Sosn. 1926, цит. соч.: 84, p.p. — *C. schelkovnikovii* Sosn. 1933, Тр. Азерб. отд. Закавк. Фил. АН СССР, 1: 47. — *C. triumfettii* auct. non All.: Wagenitz, 1980, Fl. Iran. 139b: 414, p.p. (Group A); Габриэлян, 1995, Фл. Армении, 9: 408, p.p.

Описан из северо-западного Ирана. Синтипы: «... in montibus prov. Aderbidjan Persiae borealis, Aucher N 4841; in collibus agrillosis ad radices montis Demavend prope Lar, Kotschy, pl. Pers. bor. N 318». (G, iso — LE).

ЮЗ: Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб.; Т.

Юго-Зап. Азия (сев. Иран).

Примечание. Нам представляется, что И. И. Карягин (1961: 469—470) убедительно показал безосновательность выделения как *C. zangezura*, так и *C. schelkovnikovii* в качестве особых видов.

Трактовка *C. atrata* (*C. huetii*) и *C. acmophylla* принята нами здесь по Черепанову (1963: 410—411). Однако морфологические критерии, указанные им для их различения, весьма спорны (см. также Wagenitz, 1980: 414; Габриэлян, 1995: 408). Вероятно, можно разделить эти два таксона только географически, примерно по линии Варденисского и Курдистанского хребтов.

2c. *C. woronowii* Bornm. ex. Sosn. 1926, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 2: 91. — *C. triumfettii* var. *pleiocephala* Bornm. 1914, Вестн. Тифл. бот. сада, 32: 6.

Описан из северо-восточной Турции. Тип: «Артвин. окр. Артвино—Ардаганского шоссе, уроч. Цхалокро, каменистые осыпи, № 6187, 9 VII 1911, Ю. Воронов» (B, iso — LE!).

Указан для: ЮЗЗ: Месх. (Сосновский, 1926: 92, 1952: 572; Манденова, 1969: 168).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

Примечание. *C. woronowii* в LE представлен только образцами типового материала. G. Wagenitz (1975: 579) также имел в своем распоряжении материал лишь из 3 точек в районе классического местообитания (Чорохский вилайет). Как и J. Bornmüller (1914), этот таксон он относит к ближайшему родству *C. triumfettii*. Возможно, *C. woronowii* действительно является эколого-морфологическим вариантом *C. triumfettii*, обитающим на щебнистых осыпях и сухих глинистых склонах. Не исключено, однако, что *C. woronowii* относится к периферийному варианту из родства *C. nigrofimbria* (C. Koch) Sosn., о чем могут свидетельствовать листочки обертки вверху с фиолетовым оттенком и с ресничками не серебристыми, а светлыми с буроватым оттенком, что, на наш взгляд, напоминает периферийные популяции *C. nigrofimbria* в Юго-Осетии и СЗЗ, а также *C. mollis* Waldst. et Kit. и их степные производные *C. stricta* Waldst. et Kit. и *C. tanaitica* Klok.

3. *C. nigrofimbria* (C. Koch) Sosn. 1926. Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 2: 77. — *C. montana* var. *nigrofimbria* C. Koch, 1851, Linnaea, 24: 426.

Описан по материалам с Кавказа и из Турции. Синтипы: «Im Kaukasischen Hochgebirge auf Porfyr und Thonschiefer, c. 5000 bis 8000′ hoch [C. Koch]; Im Gaue Hemschin auf Urgestein, c. 6000 bis 9000′ hoch [C. Koch]» (B).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

4. *C. tanaitica* Klok. 1948, Наук. Зап. Київ. Держ. Унив. 7, 6: 81. — *C. czerkessica* Dobrocz. et Kotov, 1962, Укр. бот. журн. 19, 1: 41. — *C. triumfettii* subsp. *tanaitica* (Klok.) Dostal. 1975, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 71, 3: 208. — *C. pseudotanaitica* Galushko, 1980, Фл. Сев. Кавк. 3: 236, nom. invalid. (descr. ross.) — *C. stricta* auct. non Waldst. et Kit.: Sosn. 1926, Вестн. Тифл. бот. сада, нов. сер. 2: 79. — *C. fuscimarginata* auct. non Juz.: Черепанов, 1963, Фл. СССР, 28: 408, p.p., quoad. pl. cauc.

Описан из Луганской обл. Тип: «Ucrainia. In steppis prope p. Novo-Olexandrivka, distr. Jevsug; prov. Voroschilowgrad, 12 VI 1939, A. Barbarycz et Denczyk» (KW).

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: Ассо-Арг.; СЗЗ: Анап.-Гел.

Вост. Европа (южн. часть).

Примечание. Номенклатурную и таксономическую трактовку (но не систематическую) *C. nigrofimbria* и *C. tanaitica* мы даем в основном по Черепанову (1963), однако не разводим их по разным подсекциям, а, наоборот, сближаем и ставим рядом. Более того, возможно, целесообразнее было бы их считать подвидами одного вида. При этом мы основываемся, во-первых, на их большом морфологическом сходстве (в Анап.-Гел., Туап.-Адл. и даже в Абх. имеются популяции, переходные по признакам (например, *C. czerkessica*, отнесенный нами в синонимы к *C. tanaitica*), весьма сходны также популяции из Южной Осетии и из предгорий Северной Осетии; и вообще по всему макросклону Северного Кавказа границы между *C. nigrofimbria* и *C. tanaitica* вовсе не очевидны), во-вторых, на основании их общей судьбы во время материковых оледенений четвертичного периода. Остаются неясными родственные отношения

C. tanaitica и *C. stricta* Waldst. et Kit. Западноевропейские авторы (например, Dostal, 1976) сближают *C. stricta* (едва ли отличимый от *C. tanaitica*) не с *C. montana* L. или *C. mollis* (имеющими, на наш взгляд, в не очень отдаленном прошлом общего с *C. nigrofimbria* предка), а с *C. triumfettii*. Следует добавить, что *C. montana* и *C. triumfettii* в горах Европы часто образуют переходные по признакам популяции, а *C. mollis* мы принимаем, как и W. Gugler (1907), за подвид *C. montana*: *C. montana* subsp. *mollis* (Waldst. et Kit.) Gugler, 1907, Ann. Nat. Hung. 6: 104.

5. *C. depressa* Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2: 346.

Описан из Грузии. Тип: «... ex Iberia [circa Tiflin.]. Steven, a. 1806» (LE!).

ВК: Ассо-Арг.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ЗЗ: Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т.

Указан для ЦК: Малк.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980: 235).

Юго-Вост., Вост. (Крым) Европа; Юго-Зап., Ср., Центр. Азия. Заносится в прилегающие регионы.

6. *C. cyanus* L. 1753, Sp. Pl.: 911.

Описан из Европы.

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр., Тер.-Сулак.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.; ВК: В. Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Ширв., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗ: Занг.; Т.

Указан для всех районов Предкавказья (Галушко, 1980: 235); ЮЗ: Ерев. (Габриэлян, 1995: 410).

Умеренные зоны Северного полушария.

Sect. 2. Fischerianae (Czer.) Mikheev comb. et stat. nov. — Subsect. *Fischerianae* Czer. 1963, Фл. СССР, 28: 608.

7. *C. cheiranthifolia* Willd. 1794, Phytogr. 1: 12. — *C. fischeri* Willd. 1813, Enum. Hort. Berol. (Suppl.): 61; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4: 214, excl. var. *cyanea*.

Описан из Армении. Тип: «Armenia. [Tournefort?]» (B-Willd. N 16554).

7a. *C. cheiranthifolia* Willd. subsp. *cheiranthifolia*

ЦК: Малк., В. Тер.; ЗЗ: Инг.-Рион., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Мург.-Муровд.; ЮЗЗ; ЮЗ.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. и вост. Турция, сев. и зап. Иран).

7b. C. cheiranthifolia Willd. subsp. willdenowii (Czer.) Mikheev comb. nov., emend. — *C. willdenowii* Czer. 1963, Фл. СССР, 28 : 608, p.p., quoad. pl. cauc. bor. — *C. cheiranthifolia* auct. non Willd.: Черепанов, 1963, Фл. СССР, 28 : 499, quoad. pl. cauc. bor., p. max. p.

Описан из Балкарии. Тип: «Хызны, дно долины, близ устья Туяла, 2000 м, 7 VIII 1931, Е. и Н. Буш» (LE!).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК; ЗЗ: Абх.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв.

Эндемик.

Примечание. В отличие от Черепанова (1963), к *C. willdenowii* мы относим растения не только с пурпуровыми цветками, но и с желтыми, растущие от Прикаспийского Дагестана до Фишта и Оштена на ЗК и до Туап.-Адл. в ЗЗ. Кроме ареала их отличают от типового подвида более узкие листочки обертки с остроланцетным или треугольным (не яйцевидным) центральным полем. При этом на ВК обитают как красно-, так и желтоцветные формы, что говорит о более давних флористических связях Дагестана с Армянским нагорьем. ЦК населяет в основном желтоцветная форма с вкраплениями красноцветной. Местами здесь присутствуют формы типового подвида, встречающиеся вплоть до Эльбруса, что говорит о более позднем влиянии более южных флор на формирование флоры Северного Кавказа. Воротами для экспансии были, очевидно, ущелья Центрального Кавказа. На запад от Эльбруса встречается только желтоцветковая раса, генетически обедненная, очевидно, совсем недавно заселившая эту территорию. Разграничение двух подвидов *C. cheiranthifolia* может представлять затруднение в ЦК и ВЗ (южный склон Большого Кавказа), где встречаются переходные по признакам популяции. По сути дела и типовой образец *C. willdenowii*, избранный Черепановым, не вполне вписывается в характеристику очерчиваемого нами подвида и относится скорее к переходной популяции.

8. *C. elbursensis* Boiss. et Buhse, 1860, Nouv. Mem. Soc. Nat. Moscou, 12: 131 («*elbrusensis*»). — *C. lanigera* subsp. *elbursensis* (Boiss. et Buhse) Dostal, 1931, Preslia, 10: 68 («*elbrusensis*»).

Описан из Ирана (Мазандаран). Тип: «Iran, Warahosul, 17 VI 1848, Buhse» (G).

Указан для ЮЗ: Занг. (г. Капутджух), Мегр.-Зан. (окр. с. Личк). (Габриэлян, 1995:407).

Юго-Зап. Азия (сев. и зап. Иран).

Примечание. Этот таксон (вместе с *C. lanigera*), возможно, представляет собой вариацию *C. cheiranthifolia* на южном фланге ареала, быть может, в ранге подвида, аналогичного северокавказскому subsp. *willdenowii*. Не имея перед собой никакого материала по этому таксону, мы не можем судить об этом более категорично.

Subgen. 3. *Jacea* (Mill.) Spach

Относящиеся к этому подроду таксоны мы соотносим с наиболее близкородственными, обитающими севернее на Русской равнине видами, с которыми у них общая судьба, связанная с ледниковыми пендуляциями четвертичного периода. Не исключаются при оценке таксономического статуса и их широтные миграции.

Sect. 1. *Jacea* (Mill.) Dumort.

9. *C. jacea* L. 1753, Sp. Pl.: 914.
Описан из Северной Европы.

9a. *C. jacea* L. subsp. *jacea*.

Указание для ЗЗ: Абх. в качестве заносного (Колаковский, 1980: 34), вероятно, ошибочно и относится к следующему подвиду.

Атл., Сев., Центр., Вост. Европа; Сев. Азия (юг Сибири, Дальний Восток, заносное); Сев. Америка (заносное).

9b. C. jacea L. subsp. substituta (Czer.) Mikheev comb. nov. — *C. substituta* Czer. 1963, Фл. СССР, 28: 612. — *C. pannonica* subsp. *substituta* (Czer.) Dostal, 1976, London (Bot.) Jour. Linn. Soc. 71, 3: 206. — *C. amara* auct. non L.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4: 215. — *C. integrifolia* auct. non Schrenk: Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 498.

Описан из Крыма. Тип: «Никитский сад, вдоль дорожки, 28 VII 1922, С. Станков» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх.

Юго-Вост. (Молдавия, южн. Крым), Вост. (южн. часть) Европа.

Примечание. Из родства *C. jacea* А. А. Гроссгейм (1934: 215, 1949: 498) приводил для Абхазии еще *C. oxylepis* Wimm. et Grab., свойственный Центральной Европе, очевидно, по ошибке, как считает Черепанов (1963: 449), вместо каких-то гибридных форм.

Sect. 2. *Lepteranthus* (DC.) Dumort.

10. *C. phrygia* L. 1753, Sp. Pl.: 910.
Описан из Европы.

10a. *C. phrygia* L. subsp. *abbreviata* (C. Koch) Dostal, 1976, Bot. Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 71, 3: 287. — *C. salicifolia* var. *abbreviata* C. Koch, 1843, Linnaea, 17: 39. — *C. abbreviata* (C. Koch) Hand.-Mazz. 1909, Ann. Naturh. Mus. (Wien), 23: 198. — *C. salicifolia* subsp. *abbreviata* (C. Koch) Wagenitz, 1975, Fl. Turk. 5: 508. — *C. phrygia* s. str. auct. non L.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4: 217; он же, 1949, Опред. раст. Кавк.: 499.

Описан из Армении. Тип: «In tractu Daratschitschag. [C. Koch]» (B, iso — GOET).

ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В.-Куб.; ЦК; ВК; ЗЗ; ЦЗ; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг.

Указан для ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. (Сосновский, 1952: 590).

Юго-Вост. Европа (горный Крым); Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция, сев.-зап. Иран).

10b. C. phrygia L. subsp. salicifolia (Bieb. ex Willd.) Mikheev comb. nov. — *C. salicifolia* Bieb. ex Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3: 2283.

Описан с Кавказа («... ad Caucasum»). Лектотип (С. К. Черепанов, XI, 1959, in Herb. Bieb.): «e campsis ad fl. Terek circa arcem Wladicaucas. a. 1802 [Bieb.]» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Лори; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек., Мург.-Муровд.; ЮЗЗ: Месх.; ЮЗ: Ерев., Севан., Дар., Занг.

Указан для ВК: Ассо-Арг.; ЗЗ: Инг.-Рион.; ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Сосновский, 1952: 590); ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв., Караб. (Карягин, 1961: 465).

Юго-Зап. Азия (сев. Турция).

Примечание. Этот таксон как бы сопровождает предыдущий, размещаясь в более низких поясах гор. В местах контакта нередки переходные по признакам популяции.

11. *C. pseudophrygia* C. A. Mey. 1845, Beit. Pflanzenk. Russ. Reich. 4:82. Описан из Саратовской обл. («Versus prov. Saratov»).

11a. *C. pseudophrygia* C. A. Mey. subsp. *pseudophrygia*.
Указан для ЗП: Аз.-Куб.(Сальские степи) (Абрамова, 1985: 114).
Центр. (юго-вост.), Юго-Вост., Вост. Европа.

11b. C. pseudophrygia C. A. Mey. subsp. alutacea (Dobrocz.) Mikheev comb. nov. — *C. alutacea* Dobrocz. 1949, Бот. журн. АН УССР, 6, 2:74. — *C. stenolepis* auct. non Kern.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4:217, p.p.

Описан из Южной Осетии. Тип: «Близ Ванели, ущелье р. Большой Лиахвы. 1400—1600 м. Буковоеловый лес на правом борту. 29 VII 1929. Е. и Н. Буш» (LE!).

ЗП: З. Ставр.; ВП: В. Ставр.; ЗК: Бело-Лаб., Уруп-Теб., В. Куб.; ЦК; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.

Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Сосновский, 1952: 591); ЗК: Адаг.-Пшиш. (Галушко, 1980: 238).

Юго-Вост. Европа (горный Крым).

11c. C. pseudophrygia C. A. Mey. subsp. abnormis (Czer.) Mikheev comb. nov. — *C. abnormis* Czer. 1961, Бот. мат. (Ленинград), 21:394. — *C. stenolepis* auct. non Kern.: Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4:217, p.p.

Описан с Западного Кавказа: Тип: «Pr. Kuban. Distr. Maikop. In declivibus silvestribus ad fl. Serale. Saepe. 10 VII 1913. Koso-Poljansky et Preobraschensky» (LE!).

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.

Эндемик.

Примечание. По замыслу автора вида С. К. Черепанова *C. abnormis* обитает в более низком поясе гор, чем *C. alutacea*, как бы сопровождая его. Морфологические различия этих рас незначительны, что вызывает существенные затруднения в их идентификации и сомнения в их даже подвидовом статусе.

12. *C. trichocephala* Bieb. ex Willd. 1803, Sp. Pl. 3, 3:2286.

Описан с Волги («ad Wolgam»). Лектотип: (А. Д. Михеев, h.l.): «ad Wolgam infer. et ad Tanain circa opp. Rostow lecta [Bieb.]» (LE!).

ЗП: Аз.-Куб. (ст. Мирская Краснодарского края, Сальские степи Ростовской обл.).

Указан для ВП, ЗК (Гроссгейм, 1949: 499).

Вост. Европа (в пределах степной зоны); Сев. Азия (Тобол.).

13. *C. hyrcanica* Bornm. 1907, Bull. Herb. Boiss. ser. 2, 7:425. — *C. trichocephala* var. *latifolia* Fisch. et C. A. Mey. 1841, Ind. Sem. Horti Petrop. 8:54.

Описан из Ирана. Тип: «Persia borealis: Inter Rescht et Kaswin, prope Rustamabad, 100 m, 2 V 1902, J. et A. Bornmüller» (B).

Т.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Примечание. Два последних вида очень близки между собой и могли бы быть приняты за подвиды *C. trichocephala*. Различаются только характером опушения, в среднем большей относительной шириной листовых пластинок у *C. hyrcanica* и географическим распространением.

Subgen. 4. *Amblyopogon* (DC.) Tzvel.

14. *C. meyeriana* Tzvel. 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19:418. — *C. integrifolia* C. A. Mey. 1831, non Tausch, 1828. — *Amblyopogon integrifolius* (C. A. Mey.) Boiss. 1856, Diagn. Pl. Or. nov. ser. 2, 3:66. — *A. meyerianus* (Tzvel.) Karjag. 1961, Фл. Азерб. 8:454.

Описан из Талыша. Тип: «In campsis et collibus siccis lapidosis» pr. pagum Swant, N 127, 20 Junii 1830 [C. A. Meyer] (LE!).

Т.

Эндемик.

Примечание. В Иранском Азербайджане обитает близкий вид *C. incanescens* (DC.) Schultz-Bip., отличающийся от *C. meyeriana* отчасти перистолопастными листьями и хохолком из пленок почти одинаковой ширины. По мнению Н. Н. Цвелева (1963: 473), он может быть найден в юго-восточной части Закавказья.

Subgen. 5. *Xanthopsis* (DC.) Tzvel.

15. *C. erivanensis* (Lipsky) Bordz. aggr.

15a. *C. erivanensis* (Lipsky) Bordz. 1915, Зап. Киев. Общ. Естеств. 25, 1: 128. — *Psephellus erivanensis* Lipsky, 1902, Тр. Тифл. бот. сада, 6, 1: 64. — *Amblyopogon erivanensis* (Lipsky) Sosn. ex Grossh. 1927, Beih. Bot. Centralbl. 4, 2: 245, p.p. — *Centaurea erivanensis* (Lipsky) Bordz. subsp. *holargyrea* (Bornm. et Woronov) Gabr. 1988, Новости сист. высш. раст., 25: 163.

Описан из Армении. Тип: «Эривань, 5 VII 1893, В. Липский» (LE!).

ЮЗ: Ерев.

Указан для ЮЗ: Нах. (Габриэлян, 1995: 387).

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

15b. *C. fajvuschii* Gabr. 1988, Новости сист. высш. раст. 25: 164.

Описан из Армении. Тип: «Араратский район, по гребню Урцского хребта, горная степь, на сухих каменистых склонах, 1600 м над ур. м., 13 VIII 1986, Э. Габриэлян, Г. Файвуш» (ERE, iso — LE!).

ЮЗ: Ерев. (Урцский хр.).

Эндемик.

16. *C. xanthocephala* (DC.) Schultz-Bip. aggr.

16a. *C. xanthocephala* (DC.) Schultz-Bip. 1847, Linnaea, 19 : 326. — *Amberboa xanthocephala* DC. 1838, Prodr. 6: 651. — *Psephellus xanthocephalus* (DC.) Fisch. et Mey. ex Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 610. — *Amblyopogon woronowii* Grossh. 1937, Тр. прикл. бот. ген. и сел., сер. 1, 2: 247.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «In locis lapidosis eremi salsi circa urbem Nakitschewan, N 427, 18 VII 1829, Szovits» (G, iso — LE!).

ЮЗ: Севан., Дар., Нах.

Юго-Зап. Азия (вост. Турция, сев.-зап. Иран).

16b. *C. xanthocephaloides* Tzvel. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 25. — *C. xanthocephala* subsp. *xanthocephaloides* (Tzvel.) Gabr. 1988, Новости сист. высш. раст. 25 : 168.

Описан из Армении. Тип: «Микояновский (Ехегнадзорский) район, осыпь гипсоносной глины с выходами соленых источников в 3—4 км к северо-западу от сел. Ортакенд (Гладзор), нижний горный пояс, 8 VII 1955, № 755, Н. Цвелев и С. Черепанов» (LE!).

ЮЗ: Дар., Нах.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

16c. *C. araxina* Gabr. 1988, Новости сист. высш. раст. 25 : 169.

Описан из Южного Закавказья. Тип: «Окрестности Джульфы, отроги Дарры-Дага, на сухих гипсоносных склонах, 9 VI 1984, Э. Габриэлян» (ERE, iso — LE!).

ЮЗ: Нах.

Эндемик.

Примечание. В ЮЗ, по мнению Цвелева (1963 : 475), может быть найден близкий вид *C. atropatana* (Grossh.) Tzvel. (Цвелев, 1959 : 419), отличающийся от *C. xanthocephala* голыми листьями и малочисленными (1—3) более крупными корзинками с неравномерно реснитчатыми придатками листочков обертки.

Subgen. 6. *Sosnovskya* (Takht.) Czer.

Sect. 1. *Sosnovskya*.

17. *C. amblyolepis* Ledeb. 1845, Fl. Ross. 2, 2: 703. — *Phaeopappus amblyolepis* (Ledeb.) Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 601. — *Sosnovskya amblyolepis* (Ledeb.) Takht. 1936, Сов. бот. 5: 99, p.p., excl. pl. e Transcaucaso australi.

Описан из Грузии. Лектотип (А. Тахтаджян, 1949, in Herb. LE): «In provinciis caucasicis, 1837, Wittmann» (LE!).

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.; ЮЗЗ: Месх.

Эндемик.

18. *C. ruprechtii* (Boisss.) Czer. aggr.

18a. *C. ruprechtii* (Boisss.) Czer. 1963, Фл. СССР, 28: 480. — *Phaeopappus ruprechtii* Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 601; Гроссг. 1934, Фл. Кавк. 4 : 206, p.p. excl. var. *samurensis* Lipsky. — *Sosnovskya ruprechtii* (Boiss.) Takht. 1936, Сов. бот. 5: 99, p.p.

Описан из Дагестана. Тип: «Caucasus or. Daghestania media, pr. Golotl in ascensu ad Awariam. 420—450 hex., 30 VI 1861, Ruprecht» (G, iso — LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.

Эндемик.

18b. *C. daghestanica* (Lipsky) Czer. 1963, Фл. СССР, 28: 479. — *Phaeopappus daghestanicus* Lipsky, 1902, Фл. Кавк. Доп. 1: 62. — *P. ruprechtii* var. *samurensis* Lipsky. 1902, Фл. Кавк. Доп. 1: 62. — *Sosnovskya ruprechtii* (Boiss.) Takht. 1936, Сов. бот. 5: 99, p.p., excl. typo. — *C. czirkejensis* Gusseinow, 1990, Бот. журн. 75, 3 : 429.

Описан из Дагестана. Тип: «Prov. Daghestan, distr. Temir-Chan-Schura. Ad viam inter Czir-jurt et Humaly, 27 VI 1897, Th. Alexeenko» (LE!).

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур., Кубин.

Эндемик.

Примечание. В хранилище типов в LE образец *C. czirkejensis*, указанный в протологе Ш. Гусейновым, отсутствует и не зарегистрирован. Однако в Кавказском гербарии LE имеется сбор из locus classicus этого вида («Чиркейское водохр., с. Дубки, 8 VIII 1981, Ю. Меницкий, Т. Попова»), характеризующийся линейными, щетиновидно скрученными листьями, как у *C. ruprechtii*, корзинками, придатками листочков обертки и семянками, как у *C. daghestanica* (но у отдельных семянок есть некоторое подобие внутреннего сильно редуцированного хохолка, состоящего из 1—3 очень мелких пленок, который, конечно, нельзя сравнивать с внутренним хохолком *C. arpensis* и который не может иметь таксономического значения).

Sect. 2. Arpenses Mikheev sect. nov.

Pappus duplex.

Typus sectionis: *C. arpensis* (Czer.) Wagenitz.

Хохолок двойной.

Тип секции: *C. arpensis* (Czer.) Wagenitz.

19. *C. arpensis* (Czer.) Wagenitz, 1963 (IV), Bot. Jahrb. 82, 2: 194. — *Sosnovskya arpensis* Czer. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 484. — *Centaurea arpensis* (Czer.) Czer. 1963 (VI), Фл. СССР, 28: 481, comb. superfl. — *Sosnovskya amblyolepis* (Ledeb.) Takht. 1936, Сов. бот. 5: 99, p.p. quoad pl. e Transcaucaso australi.

Описан из Армении (Даралагез). Тип: «На левом берегу р. Арпа против устья р. Элегис (Койтур-чай), осыпи глины, мелких камней и щебня на вершинах невысоких, почти голых сухих холмов, № 703, 7 VII 1957, цв. и пл., С. Черепанов, Н. Цвелев» (LE!).

ЮЗ: Ерев., Дар.

Эндемик.

Subgen. 7. *Odontolophus* (Cass.) Spach

20. *C. trinervia* Steph. ex Willd. 1830, Sp. Pl. 3, 3: 2301.

Описан из Восточной Европы («... in Sibiria»).

20a. *C. trinervia* Steph. ex Willd. supsp. *trinervia*

ЗП; ВП: В. Ставр.; ЗК: Уруп-Теб.; ЦК: В. Кум., В. Тер.

Указан для СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб. (Галушко, 1980 : 237).

Центр. (Румыния), Юго-Вост. (Молдавия), Вост. (южн. часть) Европа.

20b. C. trinervia Steph. ex Willd. subsp. kobstanica (Tzvel.) Mikheev comb. nov. — *C. kobstanica* Tzvel. 1959, Бот. мат. (Ленинград), 19 : 425.

Описан из Азербайджана. Тип: «Azerbajdzhan, prov. Baku, distr. Shemacha, inter p. Perekesh-kjul et pasc. Agridzha, 9 VI 1928, M. Sachokia» (LE!).

ВК: Кубин.; ВЗ: Ширв.

Эндемик.

Примечание. Мы приняли *C. kobstanica* в ранге подвида потому, что, хотя он обладает географической изоляцией и таким весьма стабильно проявляющимся признаком, как более длинные реснички на придатках листочков обертки, на сравнительно обширном ареале *C. trinervia* встречаются популяции, варьирующие по длине бахромок до довольно длинных, достигающих и даже превосходящих таковые у *C. kobstanica*.

21. *C. avarica* Tzvel. 1960, Бот. мат. (Ленинград), 20 : 27.

Описан из Дагестана. Тип: «Дагестанская АССР, близ пос. Ботлих, 24 VI 1915, А. Гроссгейм» (TBI).

ВК: В. Сулак.

Эндемик.

Subgen. 8. *Odontolophopsis* Tzvel.

22. *C. phaeopappoides* Bordz. 1935, Журн. Инст. бот. Укр. АН. 3: 82.

Описан из Армении. Тип: «Prov. Daralagez, pr. pagum Ortakend (Гладзор), 23 VII 1933, A. Movsessjan» (KW, iso — LE!).

ЮЗ: Дар.

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Subgen. 9. *Pseudohyalea* (Tzvel.) Tzvel.

23. *C. leuzeoides* (Jaub. et Spach) Walp. 1849, Ann. Bot. Syst. 1: 447. — *Hyalea leuzeoides* Jaub. et Spach, 1847, Ill. Pl. Or. 3: 21, tab. 216. — *Centaurea pergamacea* auct. non DC.: Boiss. 1875, Fl. Or. 3: 624, p.p.; Гроссг. 1949, Опред. раст. Кавк.: 496.

Описан из Ирана. Тип: «Media, N 4837, Aucher-Eloy» (P, iso — LE?).

ЮЗ: Дар., Нах.

Указан для ЮЗ: Занг. (Габриэлян, 1995: 396).

Юго-Зап. Азия (сев.-зап. Иран).

Subgen. 10. *Hyalinella* (Tzvel.) Tzvel.

24. *C. simplicicaulis* Boiss. et Huet, aggr.

24a. *C. simplicicaulis* Boiss. et Huet, 1856, in Boiss. Diagn. Pl. Or. 2, 3 : 67. — *C. adjarica* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 639. — *C. dmitriewiae* Sosn. 1959, Зам сист. геогр. раст. (Тбилиси), 21 : 59.

Описан из северо-восточной Турции. Тип: «Armenia, prope Ispir. 3300—3400 p. s. m. 21 VIII 1854. Huet» (B, iso — LE!).

ЗЗ: Адж.; ЮЗЗ: Месх.

Юго-Зап. Азия (сев.-вост. Турция).

24b. *C. bella* Trautv. 1866, Bull. Acad. Sci. Pétersb. 10 : 394. — *C. nathadzeae* Sosn. 1959, Зам. сист. геогр. раст. (Тбилиси), 21: 58.

Описан из Грузии. Тип: «Borzhom, 400—530 hex., 7 VI 1865, G. Radde» (LE!).

ЗЗ: Рион.-Квир.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос., Триал.-Н. Карт.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Иорск.-Шек.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ах.

Указан для ЮЗ: Ерев. (Габриэлян, 1995: 398).

Эндемик.

24c. *C. bagadensis* Woronow, 1905, Тр. Петерб. общ. естествоисп. 34 : 31. — *C. svanetica* Mardaleischwili, 1985, Бот. журн. 70, 2: 265.

Описан из Абхазии. Тип: «Locus Kwanaczkhir in valle fl. Kodor prope pontem Bagada ad rupes calcareos verticales, (27 VI) 10 VII 1902, N 589, G. Woronow». (TBI, iso — LE!).

ЗЗ: Абх., Инг.-Рион., Рион.-Квир.

Эндемик.

Примечание. 1) Возможно, было бы правильнее принять эти 3 «мелких» неясно очерченных вида за эколого-географические расы в ранге подвидов — западную, восточную и южную.

2) Согласно Цвелеву (1963 : 493), на крайнем юго-западе Закавказья вероятно нахождение *C. pecho* Albov, 1894, Bull. Herb. Boiss. 2 : 639, отличающегося одревесневающим у основания стеблем, мелкими кожистыми листьями и островатыми или с коротким шипиком на верхушке придатками листочков обертки.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 99-04-49790).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова Т. И. Centaurea L. // Флора Нижнего Дона (определитель). Ростов н/Д, 1985. Т. 2. С. 112—115.

Габриэлян Э. Ц. Род *Centaurea* (подроды 2—17) // Флора Армении. Koeltz Scientific Books, Hrncirska, 1995. Т. 9. С. 386—433.

Габриэлян Э. Ц., Файвуш Г. М. Эндемизм и флористические связи Армянского нагорья // Биол. журн. Армении. 1989. Т. 42. № 3. С. 190—203.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа (Определитель). Ростов н/Д, 1980. Т. 3. 328 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. Баку, 1934. Т. 4. 344 с.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 748 с.

Карягин И. И. Род *Centaurea* L. // Флора Азербайджана. Баку, 1961. Т. 8. С. 458—478.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. Тбилиси, 1980. Т. 1. 212 с.

Манденова И. Род *Centaurea* L. // Определитель растений Грузии. Тбилиси, 1969. Т. 2. С. 164—166.

Сосновский Д. И. К систематике васильков Передней Азии. Кавказские представители группы *Centaurea axillaris* sensu Boiss. // Вестн. Тифл. Бот. сада. Нов. сер. 1926. № 2. С. 71—97.

Сосновский Д. И. Род *Centaurea* L. // Флора Грузии. Тбилиси, 1952. Т. 8. С. 562—591.

Тахтаджян А. Л. Краткий обзор рода *Sosnovskya* Takht. // Сов. ботаника. 1936. Т. 5. С. 96—100.

Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории органического мира // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 12. С. 1593—1603.
Цвелев Н. Н. Критические заметки о некоторых секциях рода Centaurea L. // Бот. мат. Гербария БИН АН СССР. Л., 1959. Т. 19. С. 409—441.
Цвелев Н. Н. Подрод *Lopholoma* (Cass.) Spach. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 493—512.
Черепанов С. К. Подрод *Cyanus* (Mill.) Spach. // Флора СССР. М.; Л., 1963. Т. 28. С. 387—418.
Bornmüller J. F. N. Centaurea L. // Вестн. Тифл. Бот. сада. 1914. Т. 32. С. 6.
Dostal J. Centaurea L. // Flora Europaea. Cambridge, 1976. Vol. 4. P. 254—301.
Grossheim A. A. Iter Persicum primum // Beihefte zum Bot. Centrabl. 1928. Bd 44, H. 2 (Abteilung). S. 199—248.
Gugler W. Die Centaureen des Ungarischen National Museums // Ann. Nat. Hung. 1907. Bd 6 (1908). S. 15—297.
Wagenitz G. Centaurea L. // Flora of Turkey. Edinburgh, 1975. Vol. 5. P. 465—585.
Wagenitz G. Centaurea L. // Flora Iranica. Graz, 1980. H. 139 b. S. 313—420.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 IV 1999

УДК 582.682.6 (479) Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© М. А. Михайлова

К СИСТЕМАТИКЕ КАВКАЗСКИХ ЖЕЛТОЦВЕТКОВЫХ ХОХЛАТОК ИЗ СЕКЦИИ *DACTYLOTUBER* РОДА *CORYDALIS* (*FUMARIACEAE*)

M. A. MIKHAILOVA. A CONTRIBUTION TO THE SYSTEMATICS OF THE CAUCASIAN YELLOW-FLOWER *CORYDALIS* SPECIES FROM THE SECTION *DACTYLOTUBER* (*FUMARIACEAE*)

Приведен ключ для определения 2 видов и 3 новых для науки подвидов желтоцветковых хохлаток из секции *Dactylotuber*, произрастающих на Главном Кавказском хребте, где они образуют сложный полиморфный комплекс. Географическое распространение дано по основным ботанико-географическим районам Кавказа в соответствии с районированием, разработанным А. Л. Тахтаджяном и Ю. Л. Меницким (Меницкий, 1991).
Ключевые слова: *Corydalis*, секция *Dactylotuber*, Кавказ, новые подвиды.

В связи с подготовкой конспекта флоры Кавказа были критически пересмотрены кавказские виды рода *Corydalis* на основе анализа обширного гербарного материала, хранящегося в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), Института ботаники АН Грузии (TBI) и Государственного музея Грузии (TGM). Одним из результатов проведенного изучения являются новые сведения о кавказских представителях секции *Dactylotuber*, которая объединяет виды, распространенные в горах Азии и Северной Америки, произрастающие в мохово-лишайниковых тундрах, на влажных альпийских луговинах, по берегам ручьев в верхнем, реже в среднем поясе гор. Секция достаточно естественна и однородна, все ее виды — многолетние травы с коническим или цилиндрическим клубнем, снизу разделенным на 2, 5 мясистых долей, несущих пучки тонких корней. Рыльце прямоугольное или трапециевидное с рыльцевой поверхностью только на верхней стороне. Семена мелкие с маленькой карункулой, прижатой к телу семени. Все представители секции *Dactylotuber* имеют лиловые, лилово-бордовые или синие цветки, и только на Кавказе встречаются виды с желтыми цветками.

Всего на Кавказе произрастает 5 видов секции: *C. conorhiza* Ledeb., *C. alpestris* C. A. Mey., *C. emanuelii* C. A. Mey., *C. pallidiflora* (Rupr.) N. Busch, *C. heteropetala* Otschiauri. Два последних вида — желтоцветковые, они встречаются на достаточно протяженном участке Главного Кавказского хребта, где образуют сложный поли-

морфный комплекс. Первый вид под названием *Capnites pallidiflora* был описан Ф. И. Рупрехтом (Ruprecht, 1896), получившим три растения в письме от J. Bayer. Одно из них было собрано в Тушетии (по нему и был описан *C. pallidiflora*), а два других — в Хевсуретии. Последние Рупрехт назвал *C. bayerniana*, причем из описания следует, что *C. bayerniana* надо понимать в качестве разновидности *C. pallidiflora*. Современное название *Corydalis pallidiflora* вид получил в работе Н. А. Буша (1905). Позже М. Г. Попов (1937) рассматривал *C. pallidiflora* var. *bayerniana* Rupr. в качестве разновидности *C. alpestris*, находя сходными размеры цветка и форму шпорца. Изменилось и понимание *C. pallidiflora* (Rupr.) N. Busch: к этому виду Попов отнес не только растения из Дагестана, но также из Осетии и Балкарии. Во «Флоре Кавказа» А. А. Гроссгейм (1950) разделил точку зрения Попова относительно хохлатки Байера, но не признал *C. pallidiflora* в качестве самостоятельного вида, а только как разновидность *C. emanuelii* C. A. Mey. Столь разное понимание объема вида в значительной степени связано с чрезвычайно кратким первоописанием Рупрехта, так как в распоряжении автора имелся всего один экземпляр.

Долгое время гербарные сборы хохлаток из Тушетии оставались крайне скудными. В 1970-е гг. Д. А. Очиаури собрала значительный гербарный материал в Хевсуретии и Тушетии, в том числе и с классических местообитаний, и описала новый для науки вид *C. heteropetala* Otschiauri (Очиаури, 1994). Увеличение гербарных коллекций позволило автору данной публикации рассмотреть систематику этой группы.

Анализ современного материала убеждает в самостоятельности вида *C. pallidiflora* (Rupr.) N. Busch и ограничивает его распространение только Дагестаном. Это — восточная часть ареала желтоцветных хохлаток секции *Dactylotuber* на Главном Кавказском хребте. Уже в Хевсуретии в верховьях р. Архоти произрастает *C. heteropetala*. Этому виду свойственна значительная изменчивость, почти исключительно связанная с деталями морфологии цветка. Полиморфизм этой группы нам представляется уместным рассмотреть в качестве четырех подвидов хохлатки разнолепестковой.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ И ПОДВИДОВ ЖЕЛТОЦВЕТКОВЫХ ХОХЛАТОК СЕКЦИИ *DACTYLOTUBER*

1. Нижний наружный лепесток совершенно гладкий, без зачатка шпорца в основании; наружные лепестки одинаковой длины . . . . 1. *C. pallidiflora* (Rupr.) N. Busch.
\+ Нижний наружный лепесток с хорошо развитым зачатком шпорца в основании; наружные лепестки не одинаковой длины . . . 2. *C. heteropetala* s. l. . . . 2.
2. Цветки крупные, широкие. Шпорец 13—20 мм дл., в месте прикрепления цветоножки 4—6 мм шир. . . . . 3.
\+ Набор признаков иной . . . . 4.
3. Венчик 30—33 мм дл., шпорец прямой, широкий, 19—20 мм дл., в месте прикрепления цветоножки — 6 мм шир. Нектарник не доходит до конца шпорца на 6—7 мм. Нижний наружный лепесток на 4—5 мм длиннее верхнего . . . . 2d. *C. heteropetala* Otschiauri subsp. *grandiflora* Mikhailova.
\+ Венчик 21—27 мм дл., шпорец прямой, мешковатый или суженный к концу, 12—13 мм дл., в месте прикрепления цветоножки 4—6 мм шир. Нектарник не доходит до конца шпорца на 1.5—2.5 мм. Нижний наружный лепесток на 3—4 мм длиннее верхнего . . . . 2a. *C. heteropetala* Otschiauri subsp. *heteropetala*.
4. Шпорец 8—12 мм дл., резко загнутый на конце, в месте прикрепления цветоножки 3.0—3.5 (очень редко 4) мм шир. Нектарник не доходит до конца шпорца на 3 мм. Нижний наружный лепесток на 1.5—2.0 мм длиннее верхнего . . . . 2b. *C. heteropetala* Otschiauri subsp. *bayerniana* Mikhailova.
\+ Шпорец 12—16 мм дл., узкий, тонкий, в месте прикрепления цветоножки 2 мм шир. Нектарник не доходит до конца шпорца на 4—6 мм. 2c. *C. heteropetala* Otschiauri subsp. *angusticalcarea* Mikhailova.

1. *C. pallidiflora* (Rupr.) N. Busch, 1905, Fl. Cauc. crit. 3, 4:52; Гроссг. 1930, 2:139; М. Поп. 1937, Фл. СССР, 7:679. — *C. pauciflora* var. *pallidiflora* (Rupr.) Trautv. 1877, Тр. Петерб. Бот. сада, 5:44. — *C. emanuelii* var. *pallidiflora* (Rupr.) Lipsky, 1899, Фл. Кавк.: 217. — *Capnites pallidiflora* Rupr. 1869, Fl. Cauc.: 58. — *Pistolochia pallidiflora* (Rupr.) Sojak, 1972, Casop. Nat. Muz. (Praha), odd. prir. 140, 3-4:128.

Описан с Восточного Кавказа. Тип: «Tuschetia, in summo jugo montis Kartiani, alt. 1635—1639 hexap. 9.8. [sine coll.]»(LE!).

Учитывая краткость первоописания *C. pallidiflora*, приводим описание вида, составленное по образцам из классических местообитаний.

Растение многолетнее, 11—23 см выс., с коническим, снизу разделенным на две доли клубнем. Стебель в нижней части несет 2—3 чешуевидных листа, из пазух которых выходят листья и цветоносы. Листья многочисленные с черешками 8—13 см дл., дважды тройчатые с лопастными сегментами, очень редко на цветоносе образуются 1—2 мелких листа. Цветоносов 1—2, очень редко 3, обычно почти не превышающих листья. Соцветие — верхушечная кисть с 3—5 цветками. Прицветники яйцевидные или обратнояйцевидные, 7—12 мм дл., 3—6 мм шир., цельнокрайные. Чашелистики пленчатые неправильно округлые, 1.0—1.5 мм в диам., по краю неравнозубчатые, прикрепляются серединой; цветоножки 7—10 мм дл. Венчик серно-желтый, 20—26 мм дл., 2.5—3.5 мм шир. в месте прикрепления цветоножки, шпорец верхнего наружного лепестка прямой, узкий, 13—16 мм дл. Верхушки наружных лепестков одинаковые по длине. Нижний наружный лепесток без зачатка шпорца в основании. Нектарник не доходит до конца шпорца на 4—5 мм. Коробочка эллиптическая, 10—14 мм дл., 3.5—4.5 мм шир., с двумя рядами семян. Столбик 2.0—2.5 мм дл., сохраняется при плодах. Рыльце горизонтально вытянутое с сосочковидной рыльцевой поверхностью, расположенной на верхушке. Семена черные, блестящие, округлые, 1.0—1.2 мм в диам., слабо сетчатые, с едва заметной карункулой.

ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич.

Эндемик.

2. *C. heteropetala* Otschiauri, 1994, Бот. журн. 79, 8:93.

Описан с Восточного Кавказа. Тип: «Грузинская ССР, Хевсуретия, Архоти, верховья р. Ассы, окр. сел. Чимга, гора Чимгисклде, северный склон, под скалами, 2500 м над ур. м., 8 VIII 1987. Д. Очиаури» (TGM!, iso — LE!).

2a. *C. heteropetala* Otschiauri supsp. *heteropetala*.

ВК: Асса.-Агр.

Эндемик.

2b. C. heteropetala Otschiauri subsp. grandiflora Mikhailova subsp. nov.

A subspecie typica corolla majore, 30—33 mm (nec 21—17 mm lg.), calcari longiore, 19—20 mm (nec 12—19 mm lg.), nectarii calcari, ad 6—7 mm (nec ad 1.5—3.5 mm), breviore differt.

Typus: «Caucasus, prov. Terekensis, Balcaria, in declivibus lapidosis, 8000—9000 s. m. 20 VI 1901, N. Desulavi» (LE).

Distributio: Caucasus Centralis.

Subspecies endemica.

От типового подвида отличается бóльшими размерами венчика (30—33 мм, а не 21—27 мм дл.) и шпорца (19—20 мм, а не 12—18 мм дл.), а также соотношением длины шпорца и нектарника (нектарник не доходит до конца шпорца на 6—7 мм, а не на 1.5—3.5 мм).

Тип: «Кавказ, Терская обл., Балкария, на каменистых склонах, 8000—9000′, 20 VI 1901, Н. Десулави» (LE)

ЦК: Малк.

Эндемик.

2c. C. heteropetala Otschiauri subsp. bayerniana Mikhailova subsp. nov.

A subspecie typica calcari apice subito reflexo, 8—12 mm lg. (nec recto 12—18 mm lg.), corolla unicolore (petalis externis maculis atro-brunneis destitutis) differt.

Typus: «Chevsuretia, ad fontes fl. Archoti in via a Roschkioni ad Quiris-Zminda Mtcha prope nives, 28 VII 1861, [sine coll.]» (LE).

Distributio: Caucasus Orientalis.

Subspecies endemica.

От типового подвида отличается резко загнутым на конце шпорцем 8—12 мм дл. (а не прямым, 12—18 мм дл.), равномерно окрашенным венчиком без темно-коричневых пятен на верхушках наружных лепестков.

Тип: «Хевсуретия, истоки р. Архоти на дороге от Рошкиони к Квирис-Зминда Мтха, около снежников. 28 VII 1861 г. [без колл.]» (LE).

ВК: Acco-Арг.

Эндемик.

2d. C. heteropetala Otschiauri subsp. angusticalcarea Mikhailova subsp. nov.

A varietate typica calcari tenui angusto, flore angusto pedicelli insertione 2 mm lt. (nec lato sacciformi, pedicelli insertione 4—6 mm lt.), nectario calcari ad 4—6 mm (nec 1.5—3.5 mm) breviore differt.

Typus: «Georgia, Chevsuretia, in flexu superiore Aragvi Chevsurensis, in vicinitate p. Roschka, massivum montis Czaucho sub glebis, 14 VIII 1974, D. Otschiauri» (LE).

Distributio: Caucasus Orientalis.

Subspecies endemica.

От типовой разновидности отличается узким тонким шпорцем (а не широким мешковидным); узким цветком (в месте прикрепления цветоножки 2 мм шир., а не 4—6 мм шир.); соотношением длины шпорца и нектарника (нектарник не доходит до конца шпорца на 4—6 мм, а не на 1.5—3.5 мм).

Тип: «Грузия, Хевсуретия, верховья р. Хевсурской Арагви, окр. с. Рошка. Массив горы Чаухи, под глыбами, 14 VIII 1974, Д. Очиаури» (LE).

ВК: Acco-Арг.

Эндемик.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Буш Н. А. *Rhoeadales* и *Sarraceniales* флоры Кавказа. Юрьев, 1905. 820 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.; Л., 1950. Т. 4. 311 с.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Очиаури Д. А. Новый вид рода *Corydalis* (*Fumariaceae*) из Грузии // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 8. С. 93—94.

Попов М. Г. Род Хохлатка — *Corydalis* Vent. // Флора СССР. М.; Л., 1937. Т. 7. С. 647—717.

Ruprecht F. J. Flora Caucasi. Pars 1. // Mem. Acad. Sci. St.-Petersburg. 1869. T. 15. N 2. P. 1—302.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 8 IV 1999

УДК 582.736 (470.5)

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© М. С. Князев

ЗАМЕТКИ ПО СИСТЕМАТИКЕ И ХОРОЛОГИИ ВИДОВ РОДА *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) НА УРАЛЕ. I. ВИДЫ РОДСТВА *OXYTROPIS URALENSIS*

M. S. KNJASEV. SYSTEMATIC AND CHOROLOGICAL NOTES ON THE SPECIES OF THE GENUS *OXYTROPIS* (*FABACEAE*) IN THE URALS. I. SPECIES RELATED TO *OXYTROPIS URALENSIS*

Описаны 3 новых для науки вида из родства *Oxytropis uralensis* s. l. из Среднего и Северного Урала. Показано, что типичный остролодочник уральский, соответствующий классическому описанию (Linné, 1753), на Урале не встречается (возможно, был описан по материалу сибирского происхождения). Приведены данные о распространении на Урале *O. campanulata*.

Ключевые слова: *Oxytropis*, систематика, Урал.

В новейших флористических сводках (Васильченко, 1987; Yakovlev et al., 1996) для Урала приводится лишь 9—10 видов рода *Oxytropis*. Проведенные нами исследо-

вания в природных популяциях, опыты по выращиванию некоторых видов и рас в культуре (Ботанический сад УрО РАН), критический анализ ряда коллекций (LE, MHA, MW, UFA, SVER) показали, что видовое разнообразие рода *Oxytropis* в этом регионе значительно богаче, чем это считалось ранее. Мы сочли необходимым не ограничиться описанием вновь выявленных таксонов, но в серии статей дать краткий обзор рода в пределах этой территории.

Sect. 1. *Orobia* Bunge

Ser. 1. Hallerae Knjasev ser. nov. — Ser. *Uralenses* Vass. 1948, Флора СССР, 13 : 68, descr. ross., p. p., excl. typo (quoad pl. uraleses); *Ambiguae* Vass. 1948, l. c. : 85, descr. ross., p. p. excl. typo.

Scapi, petioli pilis longis patentibus rigidiusculis vestiti. Stipulae nervis tenuibus percursae. Racemi capitati, 8—30-flori, floribus violaceis, purpureis. Bracteae calyci subaequilongae, dentibus tubo 1.5—4 plo brevioribus. Legumina biloculata, dissepimento dorsali et ventrali bene evolutis.

Typus seriei: *Oxytropis halleri* Bunge ex W. D. J. Koch.

Species affines inclusae: *O. owerinii* Bunge, *O. kungurensis* Knjasev, *O. demidovii* Knjasev, *O. ivdelensis* Knjasev.

Цветоносы и черешки опушены длинными оттопыренными жестковатыми волосками. Прилистники с тонкими жилками. Соцветия головчатые, 8—30-цветковые, цветки фиолетовые, пурпурные. Прицветники примерно равны чашечкам. Зубцы в 1.5—4 раза короче трубки чашечки. Бобы двугнездные с хорошо развитыми брюшной и спинной перегородками.

Тип ряда: *O. halleri*

Включаемые виды: *O. owerinii*, *O. kungurensis*, *O. demidovii*, *O. ivdelensis*.

1. Oxytropis kungurensis Knjasev sp. nov. — *O. uralensis* (L.) DC. 1802, Astrag. : 68, p. p. min., excl. typo (quoad pl. uraleses); id. 1825, Prodr. 2 : 276, p. p. min.; Васильч., Федч. 1948, Флора СССР, 13 : 68, p. p. min. (quoad pl. uraleses); Васильч. 1987, Флора европ. части СССР, 6 : 79, p. p. (quaod pl. uraleses); — non *Astragalus uralensis* L. 1753, Sp. pl. : 761; non *A. uralensis* Pall. 1800, Sp. Astr. : 53, tabl. XLII. — Остролодочник кунгурский.

Planta perennis acaulis, (10)15—35 cm alt. Folia 10—20 cm lg.; foliola 10—16 juga, 13—40 mm lg.; 4—12 mm lt., supra pilis longis patulis interdum trilicibus, subtus brevioribus appressis tecta. Petioli axi duplo-triplo breviores unacum axi pilis longis densis, patentibus, brevibus admixtis appressis vestiti. Stipulae 12—25 mm lg., 3—6 mm lt., oblongo-ovatae, lanceolatae, longe attenuato-acuminatae inter se et cum petiolo ad tertiam partem connatae, in parte libera nervis 1—2 incospicus parce ramosis percursae, extus dense appresse albo-pilosae. Scapi 1—3 (in caudiculo quovis) erecti, foliis plus minusve aequilongi, post anthesin eis sesqui-duplo longiores, pilis longis patentibus (horizontaliter reclinatis) albis, brevioribus admixtis appressis vestiti. Inflorescentia 15—30-flora, 4—6 cm lg., capitata dein interrupte spicata (post anthesin 8—15 cm lg.) floribus versus apicem appressis. Bracteae 10—15 mm lg., 1—2 mm lt. Calyx campanulato-tubulatus, 9—14 mm lg., pilis appressis (albis et nigris) et patulis (albis) vestitus, dentibus 2—5 mm lg. Corolla rubro-violacea, anthesi abeunte rosea et coerulescens. Vexillum 17—22 mm lg., lamina 12—17 mm lg., 6—9 mm lt. elliptica, in unguem sat abrupte attenuata, in parte superiore regulariter rotundata, apice integra vel vix emarginata. Alae 13—17 mm lg., 3—5 mm lt., lamina 7—11 mm lg., oblongo-obovata, margine superiore oblique retusa. Carina 12—14 mm lg., 3—4 mm lt., mucrone triangulato 0.3—0.5 mm lg. Legumina axi appressa, 18—25 mm lg., 6—7 mm lt., rostro brevi abrupte reflexo, pilis patulis albis nigris immixtis obtecta, dissepimento dorsali 1—2 mm lt., ventrali (1.5) 2—2.5 mm lt., fasciculis placentariis ab utroque latere 14—16. Semina reniformia, olivacea, brunnea, 1.8—2.0 mm lg. Fl. IV—VI (VII). (Fig. 1, *1*).

2n = 16 (Филиппов и др., 1998).

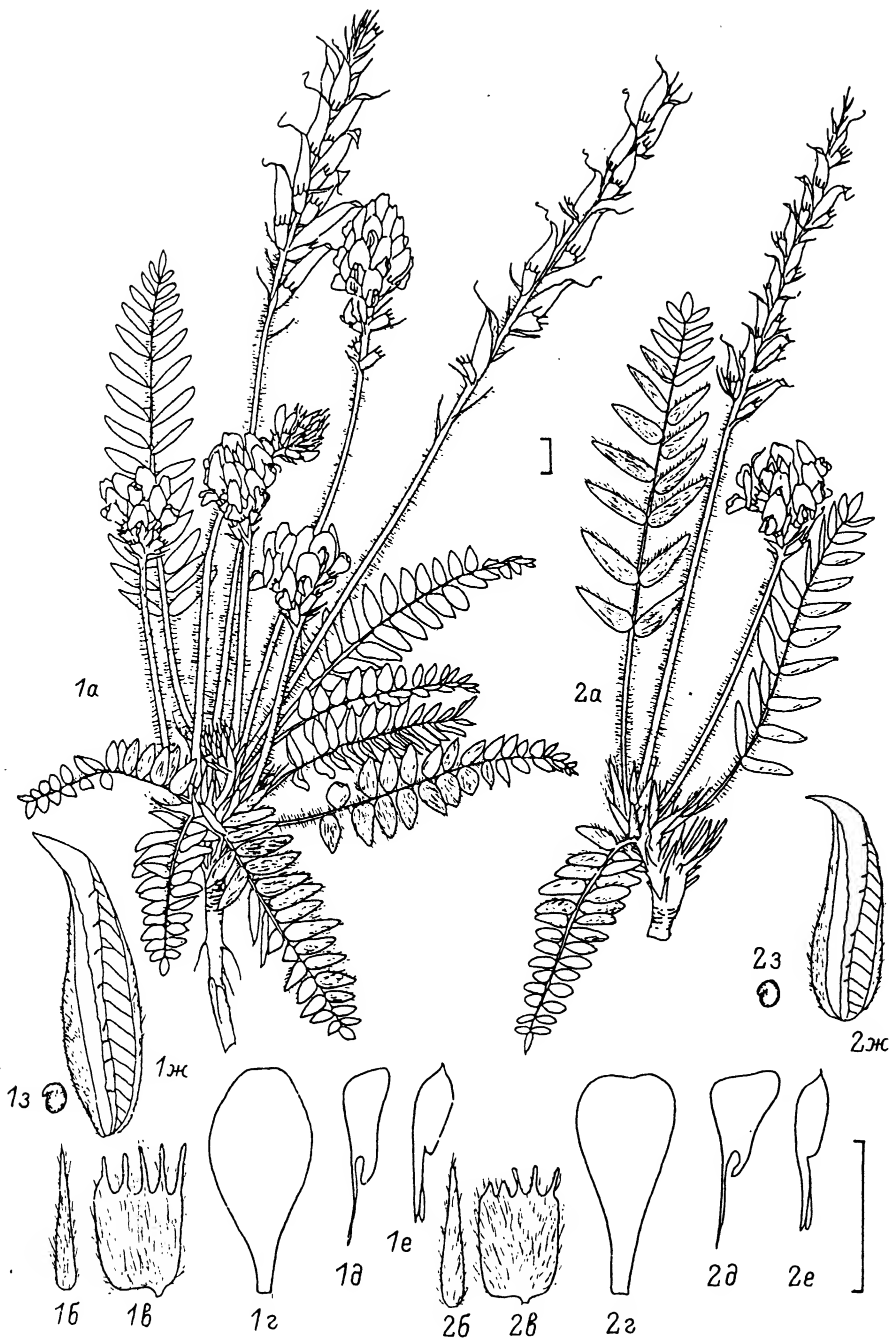


Рис. 1. *Oxytropis kungurensis* (*1*) и *O. demidovii* (*2*).

1а, *2а* — общий вид; *1б*, *2б* — прицветник; *1в*, *2в* — чашечка; *1г*, *2г* — флаг; *1д*, *2д* — крыло; *1е*, *2е* — лодочка; *1ж*, *2ж* — боб; *1з*, *2з* — семя. Масштабная линейка — 1 см.

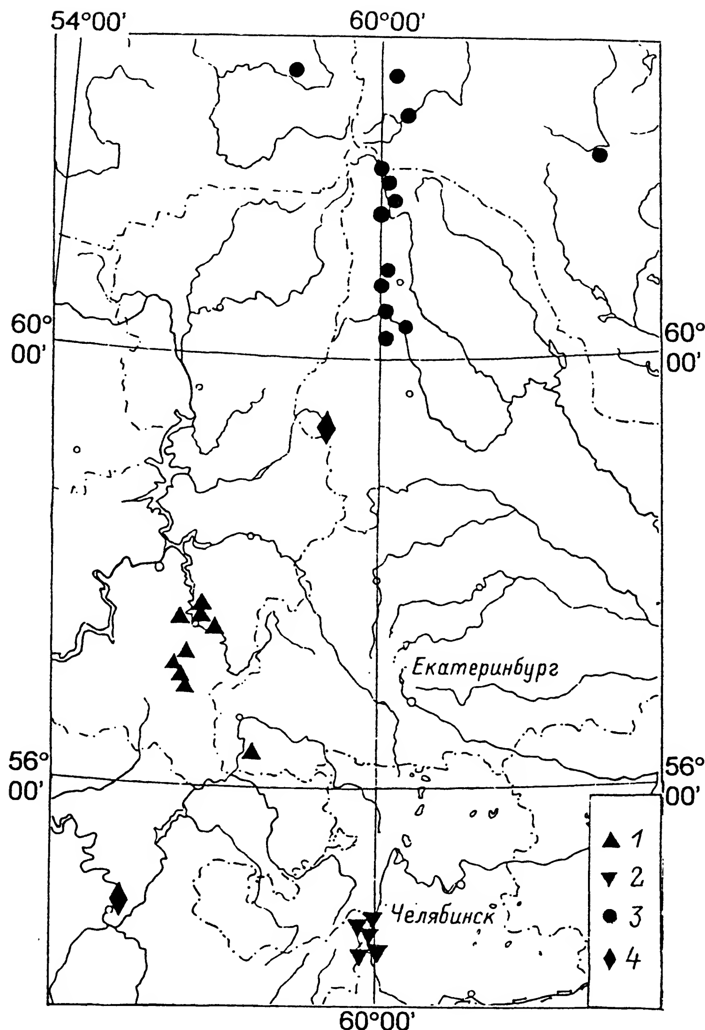


Рис. 2. Распространение *Oxytropis kungurensis* (*1*), *O. demidovii* (2), *O. ivdelensis* (*3*), *O. campanulata* (*4*).

Area geographica. In systemate fluminis Sylva (Ural Medius) (fig. 2, *1*).

Typus: Reg. Perm, distr. Kungur, Podkamennaja Gora, 1 VII 1980, M. Knjasev (holo — LE, iso — SVER).

Affinitas. Ab *Astragalo* (*Oxytropis*) *uralensi* L. (1753, Sp. pl.: 761), pubescentia copiosiore et longiore, sericea, patenti (nec «scapis asperiusculis foliis... pilis parvis adspersis»); bracteis calyci aequilongis vel eo longioribus (haud brevioribus); calycis dentibus longioribus (tubo 2—4 plo, nec 5 plo brevioribus) bene differt. Ab affinibus *O. halleri* Bunge ex Koch. et *O. owerinii* Bunge vexillo apice plus minusve rotundato vel vix emarginato (nec plus minusve profunde emarginato), stipulis et leguminibus longioribus, floribus post anthesin valde remotis distinguitur; ab *O. strobilacea* Bunge stipulis nervis minus elevatis, floribus pallidioribus rubro-violaceis, in sicco coerulescentibus (nec purpureo-violaceis, exsiccatis coeruleis), pubescentia longiore et magis reclinata bene distat.

Многолетнее бесстебельное растение (10)15—35 см выс. Листья 10—20 см дл.; листочки в числе 10—16 пар, 13—40 мм дл., 4—12 мм шир., сверху опушены длин-

ными полуоттопыренными, нередко в косички спутанными белыми волосками, снизу более коротко прижато опушенные. Черешки вдвое-втрое короче осей листовой пластинки, густо опушены, как и оси, длинными, горизонтально отклоненными волосками с примесью коротких прижатых волосков. Прилистники 12—25 мм дл., 3—6 мм шир., широколанцетные, постепенно длинно оттянутые, между собой и с черешком при основании до 1/2—1/3 сросшиеся, в свободной части с 1—2 тонкими маловетвящимися жилками, сверху густо беловолосистые. Стрелки в числе 1—3 от каждой розетки, прямые, более или менее равные листьям, при плодах в 1.5—2.0 раза их превышают, густо опушены длинными, горизонтально оттопыренными шелковистыми волосками. Соцветие 15—30-цветковое, головчатое, 4—6 см дл., затем рыхлеющее, прерывисто колосистое (при плодах — 8—15 см дл.) с прижатыми друг к другу и к оси цветками. Прицветники 10—15 мм дл., 1—2 мм шир. Чашечка трубчато-колокольчатая, 9—14 мм дл., опушена полуоттопыренными белыми с примесью черных волосками, ее зубцы 2—5(6) мм дл. Венчик красно-фиолетовый, перед отцветанием голубоватый. Флаг 17—22 мм дл., с эллиптической, вверху равномерно закругленной, цельной или едва выемчатой, довольно резко суженной в ноготок пластинкой 12—17 мм дл., 6—9 мм шир. Крылья 13—17 мм дл., 3—5 мм шир., с продолговато-обратнояйцевидной, на верхушке скошенно срезанной и слегка выемчатой пластинкой, 7—11 мм дл. Лодочка 12—14 мм дл., 3—4 мм шир., с треугольным носиком 0.3—0.5 мм дл. Бобы прижаты к оси, 18—25 мм дл., 6—7 мм шир., с коротким, резко отогнутым носиком, коротко полуоттопыренно опушенные белыми с примесью черных волосками, со спинной перегородкой 1—2 мм шир., брюшной перегородкой (1.5)2—2.5 мм шир., с 14—16 плацентарными тяжами с каждой стороны. Семена почковидные, оливковые, коричневые, 1.8—2.0 мм дл. Цв. IV—VI(VII). (Рис. 1, *1*).

$2n = 16$ (р. Сылва 15—20 км ниже г. Кунгур, гора Подкаменная, 4 VII 1981, М. Князев) (Филиппов и др., 1998).

Распространение. *O. kungurensis* — эндемик Среднего Предуралья. Известно около 20 местонахождений в борах и по остепненным склонам на обнажениях известняков и гипсов по берегам р. Сылва ниже и выше г. Кунгур, а также вдоль рек Бабка и Ирень (левобережные притоки р. Сылва). Несколько обособлено местонахождение на известняковых холмах к северу от пос. Бугалыш Красноуфимского р-на Свердловской обл. (рис. 2, *1*).

Тип: Пермская обл., Кунгурский р-н, Подкаменная гора, 1 VII 1980, М. Князев (голо — LE, изо — SVER).

Родство: *O. kungurensis* наиболее близок к северо-кавказскому *O. owerinii* и горному европейскому *O. halleri*, от которых хорошо отличается на верхушке более или менее закругленным, едва выемчатым (а не глубоко выемчатым) флагом, более длинными прилистниками и бобами, соцветиями, сильно вытягивающимися после цветения. Из сибирских видов наиболее похож на *O. strobilacea* Bunge, от которого отличается 1—2 тонкими (а не многочисленными резко выпуклыми) жилками у прилистников, красно-фиолетовыми, в гербарии голубоватыми (а не пурпурными, в гербарии синими) цветками, более длинными и более резко отклоненными волосками на цветоносах и черешках. От *Astragalus* (*Oxytropis*) *uralensis* L. (1753, Sp. pl. : p. 761) *O. kungurensis* хорошо отличается густым оттопыренным опушением листьев и цветоносов (в описании C. von Linné «листья... прижато опушены редкими волосками; цветоносы... слегка шероховатые»), прицветниками, примерно равными чашечке (а не короче ее), более длинными зубцами чашечки (в 2—4, а не в 5 раз короче трубки чашечки). Представление об *O. uralensis* как густо оттопыренно опушенном остролодочнике с крупными двугнездными бобами несомненно связано с описаниями J. Amman (1739 : 126, № 167) и особенно P. Pallas (1800 : 53, tab. XLII), A. de Candolle (1802, 1825). Linné (1753) лишь предположительно отождествляет свой *Astragalus uralensis* с бесстебельным красноцветным астрагалом Amman (1739 : 126, № 167), однако сравнение протологов показывает, что это родственные, но различные виды. Pallas и de Candolle, ссылаясь на классический протолог, фактически описали новые виды. По нашему мнению, *Astragalus uralensis* sensu Pall. может быть

отождествлен с *Oxytropis strobilacea* s. l., а *O. uralensis* sensu DC. — с *O. halleri* s. l. *Astragalus uralensis* L. был описан по культурным образцам, выращенным в Ботаническом саду Упсала из семян неизвестного происхождения (Linné, 1748). Очевидно, без изучения типового образца (хранится в Лондоне?) не представляется возможным установить, какой вид должен быть отождествлен с линнеевским протологом. Тем не менее мы предполагаем, что это какой-то остролодочник из Восточной Сибири. Характерно, что время появления этого вида в коллекции Упсала хорошо согласуется с возвращением из Сибири участников Великой камчатской экспедиции. Семена могли быть получены от И. Гмелина (в 1743 г.) или от Г. А. Демидова, который неоднократно пересылал К. Линнею материалы И. Гмелина и Г. Стеллера.

2. Oxytropis demidovii Knjasev sp. nov. — *O. uralensis* auct. non (L.) DC.: Князев, 1989, в Опр. высш. раст. Башкирской АССР: 104. — Остролодочник Демидова.

Planta perennis acaulis, 10—25 cm alt. dense appresse et patentim sericeo-pilosa. Inflorescentia 15—20-flora, capitata, floribus versus apicem appressis. Calyx 7—10 mm lg. dentibus 2—3 mm lg. Corolla post explicatio roseo-violacea, dein rosea. Bracteae calyci subaequilongae. Vexillum 14—18 mm lg., 6—7 mm lt., obovatum, apice plus minusve late emarginatum. Alae 11—12 mm lg., 3—4 mm lt., lamina 7—8 mm lg. triangulari-obovata, margine subretusa. Carina 11 mm lg., 3 mm lt., mucrone 0.3—1.0 mm lg. Legumina 14—17 mm lg., 4.5—6 mm lt., dissepimento dorsali 1—1.5 mm lt., ventrali 1.5 mm lt. Semina 1—1.5 mm lg. Fl. V—VI. (Fig. 1,*2*).

2n = 16 (Филиппов и др., 1998).

Area geographica. Montes Uralenses orientali-australes (fig. 2, *2*).

Typus: Baschkortostan, distr. Utschaly, in 2 km ad boreali-orientem a pag. Kuramino (stationem viae ferreae), 21 V 1995, M. Knjasev (LE).

Affinitas. Ab. *Oxytropide kungurense*, cui proxima est, leguminibus minoribus, ad 17 mm lg. et 6 mm lt., disseminentis ad 1.5 mm lt. (nec congruenter 18—25 mm lg., 6—7 mm lt., 2 mm lt.), seminibus minoribus ad 1.3—1.5 lg. (nec 1.8—2 mm lg.), vexillo obovato, plus minusve emarginato (nec elliptico, subintegro), alarum lamina latiore, triangulari-obovata (nec oblongo-obovata) bene differt.

Многолетнее, бесстебельное, густо прижато и оттопырено шелковисто опушенное растение, 10—25 см выс. Соцветие 15—20-цветковое, головчатое, с прижатыми друг к другу и к оси цветками. Чашечка 7—10 мм дл., ее зубцы 2—3 мм дл. Венчик розово-фиолетовый, перед отцветанием розовый. Флаг 14—18 мм дл., 6—7 мм шир., обратнояйцевидный, более или менее широко выемчатый. Крылья 11—12 мм дл., 3—4 мм шир., с треугольно-обратнояйцевидной, слегка выемчатой на верхушке пластинкой 7—8 мм дл. Лодочка 11 мм дл., 3 мм шир., с носиком 0.3—1 мм дл. Бобы 14—17 мм дл., 4.5—6 мм шир., со спинной перегородкой 1—1.5 мм шир., брюшной — 1.5 мм шир. Семена 1—1.5 мм дл. Цв. V—VI. (Рис. 1, *2*).

2n = 16 (правый берег р. Уй, в 1—2 км выше села Пичугинского, 14 VI 1993, М. Князев) (Филиппов и др., 1998).

Распространение. *O. demidovii* — эндемик, встречающийся в пределах полосы 50 × 15 км восточного макросклона Южного Урала близ истоков рек Миасс, Уй, Урал. Его местонахождения приурочены к обнажениям известняков, туфов андезитового и базальтового состава. В пределах этого района *O. demidovii* — обычный компонент каменистых степей (рис. 2, *2*).

Тип: Башкортостан, Учалинский р-н, в 2 км на северо-восток от ж.-д. станции Курамино, 21 V 1995, М. Князев (LE).

Родство. *O. demidovii* отличается от наиболее близкого *O. kungurensis* более мелкими бобами (до 17 мм дл. и 6 мм шир.) со спинной и брюшной перегородками до 1.5 мм шир. (а не 18—25 мм дл., 6—7 мм шир., 1.5—2.0 мм шир. соответственно), более мелкими семенами (до 1.5 мм дл., а не 1.8—2.0 мм дл.), иной формой флага с обратнояйцевидной, на верхушке более или менее широко выемчатой (а не эллиптической, почти цельной) пластинкой.

Вид назван в честь любителя-естествоиспытателя, создателя одного из первых в России научных ботанических садов (в г. Соликамске), активного корреспондента К. Линнея Григория Акинфовича Демидова.

3. Oxytropis ivdelensis Knjasev sp. nov. — *O. uralensis* auct. non (L.) DC.: Крылов, 1933, Флора Зап. Сиб. 7:1748, p. p. min. (quoad pl. ural.); Васильч., 1987, Флора европ. части СССР, 6:79, p. p. (tantum pl. ural. septentr.). — Остролодочник ивдельский.

Planta perennis, acaulis, 15—30 cm alt. Folia 5—15 cm lg., foliola 10—16-juga, 11—26 mm lg., 3—5 mm lt., utrinque albo pilosa, viridia. Petioli axi duplo-triplo breviores; unacum axi pilis modice densis longis, horizontaliter patentibus et brevibus appressis vestiti. Stipulae 15—20 mm lg., albo-membranaceae, late lanceolatae, attenuato-acutatae, inter se et cum petiolo ad tertiam partem connatae, in parte libera nervis paucis 1(2), apice ramosis, plus minusve elevatis percursae, extus appresse albo-pilosae. Scapi 1—2 (in caudiculo quovis) erecti foliis aequilongi vel eis sesqui longiores, pilis modice densis longis horizontaliter patentibus albis et brevibus albis et nigris appressis vestiti. Inflorescentia 10—20-flora, 3—6 cm lg. breviter cylindrica, post anthesin oblonga, 4—10 cm lg., laxa, floribus sub angulo 60—90° reclinatis vel infimis saepe nutantibus. Bracteae (6)8—12 mm lg., 1.5—2.0 mm lt. Calyx tubulato-campanulatus, (6)7—9 mm lg., pilis albis longis et brevibus patentibus, nigris immixtis vestitus, dentibus 1.5—2.0 mm lg. Corolla lucida, purpurea, exsiccata coerulea. Vexillum 18—22 mm lg., lamina 11—13 mm lg., 7—9 mm lt. obovata in unguem sensim attenuata, in parte superiore plus minusve profunde emarginata. Alae 17—18 mm lg., 6—8 mm lt., lamina ad 9 mm lg. obovato-triangulari, triangulari-obovata, margine superiore subretusa. Carina 17 mm lg., 3 mm lt., mucrone anguste-triangulato, 0.7—1.2 mm lg. Legumina oblique adscendentia, 15—25 mm lg., 5—7 mm lt., rostro brevi abrupte reflexo, pilis albis et nigris plus minusve appresse obtecta, biloculata, dissepimento dorsali 1—1.2 mm lt., ventrali 2—2.5 mm lt. fasciculis placentariis ab utroque latere 11—13. Semina 1.8—2.2 mm lg., reniformia, atro-brunnea. Fl. VI (VII). (Fig. 3, *1*).

2n = 32 (Филиппов и др., 1998).

Area geographica. Montes Uralenses septentrionalis (fig. 2, *3*).

Typus: Reg. Sverdlovsk, distr. Ivdel, ad ripam sinistram fl. Lozva 2 km ad locum «Wtoroj severnyj rudnik», 10 VI 1995, M. Knjasev (LE).

Affinitas. Species *Oxytropidi kungurensi* affinis, sed floribus subhorizontaliter reclinatis, infimis saepe nutantibus, purpureis (nec rubro-violaceis, dein roseo-caerulentibus, sursum oblique inclinatis), vexillo obovato, apice emarginato (nec elliptico, subintegro), alarum lamina obovato-triangulari (nec oblongo-obovata), pubescentia sparsiore (tota planta viridi, nec argentea), leguminibus dissepimento dorsali angusto, ventrali lato, fasciculis placentariis 11—13 (nec 14—16), chromosomatis 2n = 32 (nec 16) ab ea differt. Ab *O. arctica* R. Br. s. l. scapis verticalibus (nec prostratis), racemis 10—20 (nec 2—10) floris, leguminibus sursum inclinatis, dissepimento dorsali evoluto (nec leguminibus divaricatis, dissepimento dorsali nullo) distinguitur. Ab *O. subnutanti* (Jurtzev) Jurtzev leguminibus 15—25 mm lg. (nec. 10—15 mm lg.), dissepimento dorsali 0.5—1.5 mm lt. (nec 0—0.5 mm lt.), foliolis 10—16-jugis (nec 6—10-jugis) distat.

Многолетнее, бесстебельное растение 15—30 см выс. Листья 5—15 см дл.; листочки 10—16-парные, 11—26 мм дл., 3—5 мм шир., зеленые, умеренно опушены снизу прижатыми более короткими, сверху полуоттопыренными длинными, белыми волосками. Черешки вдвое-втрое короче осей пластинки; как черешки, так и оси умеренно густо опушены длинными, горизонтально оттопыренными и короткими прижатыми волосками. Прилистники 15—20 мм дл., белоперепончатые, широколанцетные, вытянуто заостренные, между собой и с черешком до трети сросшиеся, в свободной части с 1(2) на верхушке ветвящейся, несколько выпуклой жилкой, сверху густо прижато-беловолосистые. Стрелки 1—2 на розетку, прямые, равны или в 1.5 раза превышают листья, умеренно густо покрыты длинными, горизонтально оттопыренными белыми и короткими прижатыми белыми с примесью черных

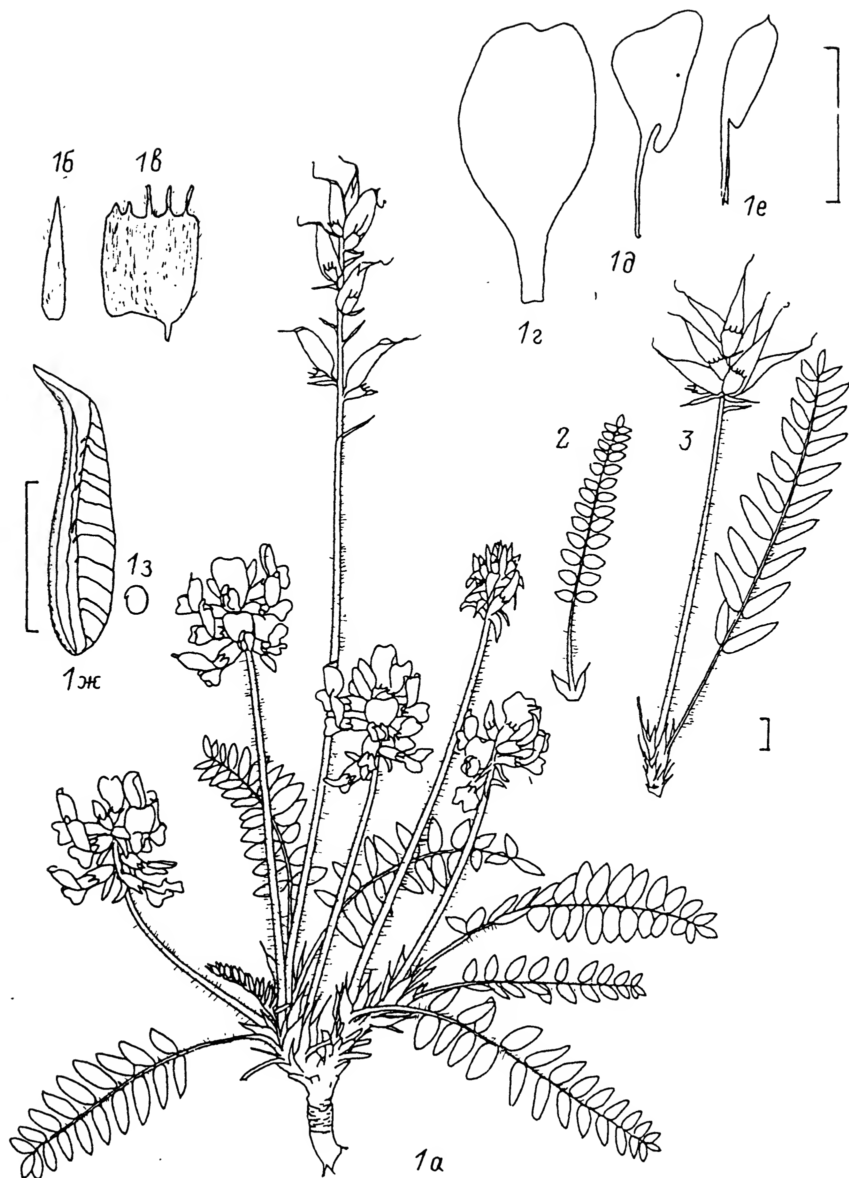


Рис. 3. *Oxytropis ivdelensis*.

1 — *O. ivdelensis* var. *ivdelensis* (*1а* — общий вид, *1б* — прицветник, *1в* — чашечка, *1г* — флаг, *1д* — крыло, *1е* — лодочка, *1ж* — боб, *1з* — семя); *2* — *O. ivdelensis* var. *microphylla*, лист; *3* — *O. ivdelensis* var. *rectirostra*, общий вид. Масштабная линейка — 1 см.

волосками. Соцветие 10—20-цветковое, 3—6 см дл., короткоцилиндрическое, после цветения вытягивается до 4—10 см дл.; цветки под углом 60—90° от оси отклоненные или нижние несколько поникающие. Прицветники (6)8—12 мм дл., 1.5—2.0 мм шир. Чашечка трубчато-колокольчатая, (6)7—9 мм дл., с зубцами 1.5—2.0 мм дл., опушена длинными оттопыренными и короткими прижатыми черными и белыми волосками. Венчик пурпурный, при гербаризации синеющий. Флаг 18—22 мм дл. с пластинкой 11—13 мм дл., 7—9 мм шир., обратнояйцевидной, постепенно суженной в ноготок, вверху более или менее глубоко выемчатой. Крылья

17—18 мм дл., 6—7 мм шир. с треугольно-обратнояйцевидной вверху выемчатой пластинкой 9 мм дл. Лодочка 17 мм дл., 3 мм шир. с узкотреугольным носиком 0.7—1.2 мм дл. Бобы косо вверх направленные, 15—25 мм дл., 5—7 мм шир., с коротким, резко отогнутым носиком, опушенные белыми и черными более или менее прижатыми волосками, со спинной перегородкой (0.5)1.0—1.2 мм шир., брюшной (1.5)2.0—2.5 мм шир., с 11—13 плацентарными тяжами с каждой стороны. Семена 1.8—2.2 мм дл., почковидные, темно-коричневые. Цв. VI(VII). (Рис. 3, *1*).

2n = 32 (р. Вагран, в 1 км ниже г. Североуральска, правобережные скалы «Три Брата», 8 IX 1995, М. Князев) (Филиппов и др., 1998).

Распространение. *O. ivdelensis* — эндемик Северного Урала и Зауралья. Самые северные местонахождения: правый берег р. Илыч, скалы Ань-ю, 17 VII 1982, В. Федотов (LE); р. Лопси-я (приток Сев. Сосьвы), 30 V 1904, Иловатский (LE, MW); наиболее южное — Свердловская обл., Ивдельский р-н, р. Сосьва, левый берег в 5 км от ж.-д. станции Сама, 9 VI 1980, М. Князев, А. Беляев (SVER). Резко обособленно местонахождение: Кондо-Сосьвинский заповедник, коренной берег р. Безымянная (система Мал. Сосьвы), 15 VII 1941, К. Горновский, Е. Дорогостайская (MW) (рис. 2, *3*).

Тип: Свердловская обл., Ивдельский р-н, по левобережным скалам р. Лозьва, в 2 км ниже урочища «Второй северный рудник», 10 VI 1995, М. Князев (LE).

Родство. *O. ivdelensis* отличается от *O. kungurensis* пурпурными, резко отклоненными, нижними иногда поникающими (а не красно-фиолетовыми, к оси соцветия и друг к другу прижатыми) цветками, обратнояйцевидным, выемчатым (а не эллиптическим почти цельным) флагом, меньшим числом (11—13, а не 14—16) плацентарных тяжей на брюшной перегородке бобов, а также числом хромосом (2n = 32, а не 16). Из уральских видов *O. ivdelensis* в наибольшей степени напоминает некоторые сибирские родственные остролодочники, особенно *O. subnutans* (Jurtzev) Jurtzev и *O. arctica* R. Br. s. l., отличаясь более крупными бобами с хорошо развитой спинной перегородкой (а не отсутствующей или едва выраженной), листьями с 10—16 (а не 6—10) парами листочков.

3а. *Oxytropis ivdelensis* var. *ivdelensis*.

3б. Oxytropis ivdelensis var. rectirostra Knjasev var. nov.

Legumina 15—17 mm lg., rostro recto, dissepimento dorsali 0.5—0.8 mm lt., ventrali 1.5—1.7 mm lt. (fig. 3, *3*).

Typus: Respublika Komi, ad ripam dextram Anj-ju fl. Ylycz, 17 VII 1982, V. Fedotov (LE, iso — SYKO).

Бобы 15—17 мм дл., с прямым носиком, брюшной перегородкой 0.5—0.8 мм шир., спинной 1.5—1.7 мм шир. (рис. 3, *3*).

Тип: Республика Коми, правый берег р. Илыч, скалы Ань-ю, 17 VII 1982, В. Федотов (LE, iso — SYKO).

Разновидность известна только с известковых скал р. Илыч.

3в. Oxytropis ivdelensis var. microphylla Knjasev. var. nov.

Foliola ovata 4—8 mm lg., 2.5—3.5 mm lt. (fig. 3, 2).

Typus: Reg. Sverdlovsk, distr. Ivdel, ad ripam sinistram fl. Sosva, 5 km adverso ab statio viae ferreae Sama, 9 VI 1980, M. Knjasev, A. Beljajev (LE).

Листочки овальные, 4—8 мм дл., 2.5—3.5 мм шир. (рис. 3, 2).

Тип: Свердловская обл., Ивдельский р-н, левый берег р. Сосьва в 5 км от ж.-д. станции Сама, 9 VI 1980, M. Knjasev, A. Beljajev (LE).

Мелколистная форма, изредка встречающаяся во многих популяциях среди типичных растений.

Ser. 2. Campanulatae Knjasev ser. nov. — *Songoricae* Vass. 1948, Флора СССР, 13:68, descr. ross., p. p., tantum *O. campanulata* Vass.

A seriei *Hallerae* Knjasev dentibus calycis brevioribus, racemis spicatis densis, 40—100 (nec 8—30)-floris, pubescentia tenuioribus (subarachnoidea) differt.

Typus seriei: *Oxytropis campanulata* Vass.

Series monotypica.

От видов ряда *Hallerae* отличается более короткими зубцами чашечки, 40—100-цветковым (а не 8—30-цветковым) колосовидным густым соцветием, более тонким (почти паутинистым) опушением.

Тип ряда: *O. campanulata.*
Монотипный ряд.

4. *Oxytropis campanulata* Vass. 1960, Бот. мат. (Ленинград) 20 : 238. — *O. uralensis* (L.) DC. 1802, Astrag.: 68, p. p. — Остролодочник колокольчатый.

Typus: Prope urb. Tomsk in inundatione flum. Tom, 26 VI 1902, P. Krylov (LE).

Изученные образцы. «Конжаковский Камень», из гербария П. Сюзева (два гербарных листа, предположительно собраны Ф. Теплоуховым в конце XIX в.) (PERM); окрестности г. Уфы: «„Воронки", вдоль ж.-д. полотна, 10 VI 1927, А. Носков» (LE, UFA).

Растения в окрестностях г. Уфы несомненно заносные. Образцы «Конжаковский Камень», возможно, относятся к аборигенной реликтовой популяции (но скорее собраны где-то в окрестностях, а не на самой горе Конжаковский Камень, поскольку ни предыдущими, ни последующими коллекторами этот вид здесь не собирался) (рис. 2, *4*).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильченко И. Т. Род Остролодочник — *Oxytropis* DC. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 76—81.

Филиппов Е. Г., Куликов П. В., Князев М. С. Числа хромосом рода *Oxytropis* (*Fabaceae*) на Урале // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 6. С. 138—139.

Amman J. Stirpium rariorum in Imperio Rutheno sponte provenientum. Petropoli, 1739. 210 p.

Candolle A. de. Astragalogia nempe Astragali, Biserrulae et Oxytropides, nec non Phacae, Colutae et Lessertiae, historia iconibus illustrata. Parisiis, 1802. 270 p., 50 tab.

Candolle A. de. Prodromus systematic naturalis regni vegetabilis. Pars 2. Parisiis, 1825. 644 p.

Linné C. Hortus Upsaliensis. Stockholmiae, 1748. 306 p.

Linné C. Species plantarum. Holmiae, 1753. 1200 p.

Pallas P. Astragalorum descriptae et iconibus coloratis illustratae a P. S. Pallas, Lipsiae, 1800. 124 p., 91 tab.

Yakovlev G. P., Sytin A. K., Roskov Yu. R. Legumes of Northern Eurasia. Kew, 1996. 724 p.

Ботанический сад УрО РАН
Екатеринбург

Получено 29 V 1998

SUMMARY

Oxytropis uralensis s. l. from the Urals is a very polymorphic species and may be separated into at least three races, which are described as three new species (an endemic of Middle Urals, *O. kungurensis* Knjasev, Fig. 1, *1*; an endemic of the South-East Urals, *O. demidovii* Knjasev, Fig. 1, *2*; and an endemic of the North Urals *O. ivdelensis* Knjasev, Fig. 3). The classic Linnaei's (1753) description of *Asragalus uralensis* L. does not correspond to any races of *O. uralensis* s. l. from the Urals but is applicable to some races from eastern Siberia.

УДК 005 : 576.16 : 582.669.2

Бот. журн., 1999 г., т. 84, № 9

© Г. А. Лазьков

НОВЫЕ ТАКСОНЫ В РОДЕ *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*)

G. A. LAZKOV. NEW TAXA OF THE GENUS *SILENE* (*CARYOPHYLLACEAE*)

Приведены описание нового вида *Silene georgievskyi* из Сирии и новое название *S. turczaninovii* для сибирского вида.

Ключевые слова: *Caryophyllaceae*, *Silene*, новый вид, новое название, Сирия, Сибирь.

Новый вид рода *Silene* L. из Сирии

В результате обработки коллекций по роду *Silene* L., хранящихся в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН (LE), был выявлен новый для науки вид из Сирии. От наиболее близкого вида *S. linearis* Decne. наш вид отличается значительно более длинной чашечкой, широкими продолговато-яйцевидными, а не узколинейными лопастями отгиба лепестка, цельными, а не зубчатыми долями привенчика и более длинными, почти ланцетными зубцами чашечки (см. рисунок).

Silene georgievskyi Lazkov sp. nov. (sect. *Rigidulae* (Boiss.) Schischk.).

Planta annua. Caulis ad 30 cm alt., erectus, e basi vel superne ramosus, inferne breviter pubescens, superne glaber viscidus. Folia 1—3 cm lg., 1—3 mm lt., linearia, falcata, subtus scabra, supra longe pubescentia, ad margines ciliata. Inflorescentia paniculata. Bracteae 3—5 mm lg., lineari-lanceolatae, albo-paleaceo-marginatae, subtus scabrae, supra longe pubescentes. Pedicelli 3—10 mm lg. Calyx 24—26 mm lg., ad 2.5 mm lt., tubulosus, umbilicatus, nervis viridibus non anastomosantibus, glaber vel pilis longis tectus, dentibus 3—4 mm lg., sublanceolatis, inaequilongis, acutis, albo-marginatis, ciliolatis. Petala 19—20 mm lg.; limbo 7 mm lg., in lobo 4 mm lg., 3 mm lt. oblongo-ovatas disseoto; paracorollae lobi 2 mm lg. lanceolati acuti; ungue 1.2—1.3 mm lg. apice vix auriculato, ad margines glabro. Filamanta et styli glabri. Carpophorum 1.4—1.6 mm lg., vix scabrum. Capsula 1.2 cm lg., 2.5 mm lt., oblonga. Semina 1 mm lg., 0.8 mm lt., reniformia, dorso canaliculata, minute obtuse tuberculata.

Typus: «Syria. Desertum Syriacum. 30 km ad austro-orient. ab urb. Deir-Ez-Zor. Vallis undulata. Ass. ephem.-car. Frequens. 15 V 1985, A. Georgievsky» (LE).

Affinitas. Species *S. reticulatae* Desf. habitu similis est, sed dentibus calycinis longioribus sublanceolatis differt. A *S. lineari* Decne. floribus longioribus difstat.

Растение однолетнее. Стебель до 30 см выс., прямой, от основания или в верхней части ветвящийся, в нижней части опушенный, выше голый, клейкий. Листья 1—3 см дл., 1—3 мм шир., линейные, серповидно изогнутые, по нижней поверхности шероховатые, сверху длинно опушенные, по краям реснитчатые. Соцветие метельчатое. Прицветники 3—5 мм дл., линейно-ланцетные, белопленчато окаймленные, по нижней поверхности шероховатые, сверху длинно опушенные. Цветоножки 3—10 мм дл. Чашечка 24—26 мм дл., до 2.5 мм шир., трубчатая, с углублением в месте прикрепления цветоножки, с жилками зелеными неанастомозирующими, голая или покрытая длинными волосками, с зубцами 3—4 мм дл., неравными по длине, почти ланцетными, острыми, белоокаймленными, реснитчатыми. Лепестки 19—20 мм дл.; отгиб 7 мм дл., рассеченный на продолговато-яйцевидные лопасти 4 мм дл., 3 мм шир.; лопасти привенчика 2 мм дл., ланцетные, острые; ноготок 1.2—1.3 мм дл., на верхушке слегка ушковидно расширенный, по краю голый. Тычиночные нити и столбики голые. Карпофор 1.4—1.6 мм дл., слегка шероховатый. Коробочка 1.2 см дл., 2.5 мм шир., продолговатая. Семена 1 мм дл., 0.8 мм шир., почковидные, по спинке канальчатые, мелко тупобугорчатые.

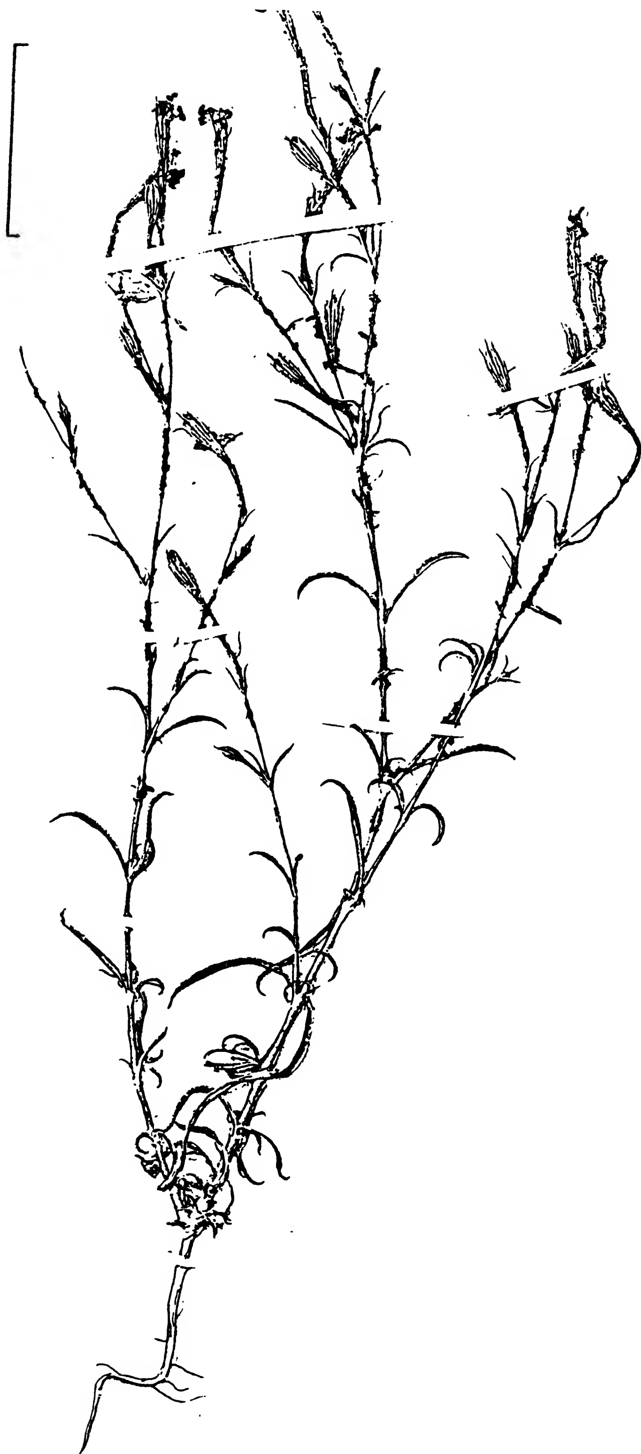
Тип: «Сирия. Сирийская пустыня. В 30 км к юго-востоку от г. Дейер-Эз-Зор. Волнистая равнина. Асс. эфем.-осочк. Обычно. 15 V 1985, А. Георгиевский» (LE).

Родство. Вид по габитусу напоминает *S. reticulata* Desf., но отличается почти ланцетными зубцами чашечки. От *S. linearis* Decne. отличается более длинными цветками 24—26 мм (а не 16—18 мм) дл.

Вид назван в честь коллектора, геоботаника А. В. Георгиевского, исследователя растительности Сирии.

Новое название для сибирского вида

Недавно мною была восстановлена видовая самостоятельность *Silene ambigua* Turcz. (Лазьков, 1998). Однако этот биноминал является поздним омонимом, в связи с чем для вида дается новое название.



Фрагмент типового образца *Silene georgievskii*.

Масштабная линейка — 5 см.

S. turczaninovii Lazkov nom. nov. — *S. ambigua* Turcz. 1842, Bull. Soc. Nat. Moscou, 15, 3 : 576, non Salisb. 1796, Prodr. : 302.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Лазьков Г. А. Обзор секции *Graminiformes* рода *Silene* (*Caryophyllaceae*) во флоре России // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 111—118.

Биолого-почвенный институт
НАН Киргизии
Бишкек

Получено 15 III 1999

SUMMARY

The description of a new species *Silene georgievskyi* Lazkov (Sect. *Rigidulae* (Boiss.) Schischk.) from Syria closely related to *S. linearis* Decne is given. A new name *S. turczaninovii* Lazkov in place of *S. ambigua* Turcz. (non Salisb.) is proposed.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.293.362 (47)

© Т. Н. Пыстина, Я. Херманссон, А. А. Кустышева

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ РЕДКОГО ВИДА *LEPTOGIUM RIVULARE* (*COLLEMATACEAE*, *LICHENES*)

T. N. PYSTINA, J. HERMANSSON, A. A. KUSTYSHEVA. NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF A RARE SPECIES *LEPTOGIUM RIVULARE* (*COLLEMATACEAE*, *LICHENES*)

Приведены данные о нахождении редкого вида лишайника *Leptogium rivulare* на европейском северо-востоке России. В настоящее время выявлено 31 местообитание в Республике Коми и на севере Кировской обл. Все местообитания приурочены к древостоям в поймах рек. В большинстве случаев лишайник встречался среди или поверх бриофитов в нижней части стволов осины. Предположительно, изученная популяция *L. rivulare* является наиболее крупной из всех известных на сегодняшний день в мире.

Ключевые слова: редкий вид, *Leptogium rivulare*, северо-восток России.

Род *Leptogium* является космополитным и включает в себя более 150 таксонов, большинство из которых распространено в тропических и субтропических областях (Hawksworth et al., 1995). Для бореальных районов земного шара приводится незначительное число представителей рода. Около 20 видов встречаются в России (Инашвили, 1975). На европейском северо-востоке России в настоящее время выявлено 7 представителей данного рода: *Leptogium cyanescens* (Rabh.) Körb., *L. lichenoides* (L.) Zahlbr., *L. rivulare* (Ach.) Mont., *L. saturninum* (Disks.) Nyl., *L. subtile* (Schrad.) Torss., *L. tenuissimum* (Disks.) Körb., *L. teretiusculum* (Wallr.) Arnold.

В экотопах таежной зоны данные виды отмечаются как редкие или локально встречающиеся. Связано это в первую очередь с высокой требовательностью видов рода *Leptogium* к условиям среды обитания, особенно к влажности, поскольку лептогиумы относятся к так называемым слизистым лишайникам с достаточно простым анатомическим строением талломов (Окснер, 1974) и для их нормальной жизнедеятельности необходимы постоянное присутствие воды в капельно-жидком состоянии и высокий уровень влажности окружающего воздуха.

Один из наиболее редких в мире представителей рода — *L. rivulare*. Всего зарегистрировано несколько местонахождений лишайника: 5 в Швеции, 4 в Канаде, по 1 в Финляндии, Франции и Эстонии (Randlane, 1987; Jørgensen, 1994) (рис. 1). P. Jørgensen, P. James (1983) сообщают об экземпляре с территории Мурманской обл. P. Jørgensen (1994) отмечает высокую степень уязвимости вида, особенно чувствительность к изменению уровня воды. Подтверждением этому служит тот факт, что во многих местообитаниях при повторных исследованиях лептогиум не был отмечен, в частности, в ряде районов Канады и Швеции. Во Франции и Финляндии (Vänskä, 1987; Jørgensen 1994; Kuusinen et al., 1995) вид отнесен к категории исчезнувших. Таким образом, находка лишайника на территории Республики Коми и севере Кировской обл. значительно расширяет наши знания о распространении этого вида. Далее приведен список местонахождений лишайника в России. Все сборы сделаны авторами.

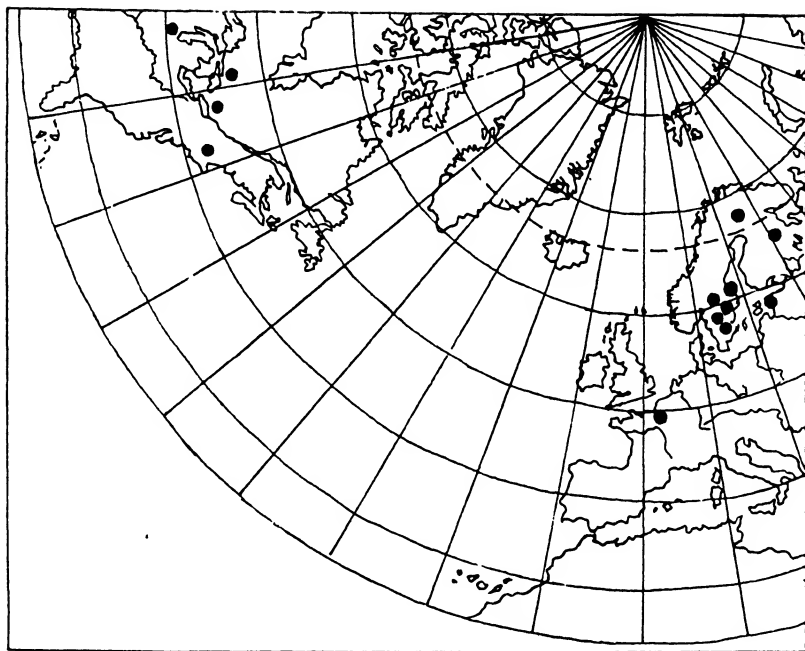


Рис. 1. Распространение *Leptogium rivulare* в мире (по: Jørgensen, 1994).

Республика Коми

1. **Троицко-Печорский р-н.** 14.5 км на юго-восток от пос. Якша, правый берег р. Печора, урочище Волосницкая старица (61°44′ с. ш., 57°03′ в. д., 160 м над ур. м.), у пойменного озерка в ельнике высокотравном, на коре среди мхов в нижней части ствола *Populus tremula*, у уреза воды, 24 IX 1992 (UPS).

2. Окр. с. Усть-Унья (61°48′ с. ш., 57°52′ в. д., 160 м над ур. м.), левый берег р. Печора, пойменный ивняк, поверх мхов на комлях стволов старых *Salix* sp., 30 VIII 1995, № 2172 (SYKO, UPS).

3. **Окр. г. Сыктывкар.** Пос. Сидор Полой, правый берег р. Вычегда (61°41′ с. ш., 50°55′ в. д., 100 м над ур. м.), берег старицы, среди мхов в нижней части ствола *Salix* sp., 10 IX 1994, № 554 (SYKO, UPS).

4. В 2—3 км на запад от пос. Краснозатонский, левый берег р. Вычегда (61°45′ с. ш., 50°55′ в. д., 100 м над ур. м.), берег старицы, на стволах *Betula* sp. и *Populus tremula*, 17 IX 1994, 24 IX 1994 (UPS).

5. Там же, смешанные перелески в пойме реки, на коре и среди мхов в комлевой части стволов *Betula* sp. и *Populus tremula*, 24 IX 1994, № 791, 800 (SYKO).

6. Заказник «Белый Бор», левый берег р. Вычегда, 50—250 м от пристани (61°47′ с. ш., 50°42′ в. д., 100 м над ур. м.), пойменный смешанный заболоченный лес, среди мхов в комлевой части стволов *Populus tremula*, 2 IX 1995, № 2205 (SYKO, UPS).

7. В 1.5 км на юго-восток от пос. Максаковка, левый берег р. Вычегда (61°38′ с. ш., 50°36′ в. д., 82 м над ур. м.), берег старицы, среди мхов на коре *Populus tremula*, 4 V 1996, № 4727 (SYKO).

8. В 3.5 км на юго-запад от пос. Максаковка, левый берег р. Вычегда (61°38′ с. ш., 50°36′ в. д., 95 м над ур. м.), приручейный смешанный лес, на комле *Populus tremula*, 19 V 1996, № 4831 (SYKO).

9. Окр. турбазы «Лем-ю», левый берег р. Лем-ю, около моста (61°45′ с. ш., 51°10′ в. д., 87 м над ур. м.), пойменный ивняк, среди мхов на стволах *Salix* sp. и *Populus tremula*, 12 X 1995, № 2799 (SYKO).

10. Окр. пос. Нижний Чов, устье р. Чов-ю (61°45′ с. ш., 50°47′ в. д., 80 м над ур. м.), осинник на берегу старицы и в понижениях рельефа поймы, в основании стволов *Populus tremula*, 16 XII 1995, № 3560 (SYKO).

11. Окр. пос. Седкыркещ, левобережье р. Вычегда (61°43′ с. ш., 50°55′ в. д., 84 м над ур. м.), смешанный древостой по берегу старицы, в основании ствола *Populus tremula*, 30 XI 1995 (SYKO).

12. **Корткеросский р-н.** Окр. д. Додзь, левый берег р. Вычегда (61°48′ с. ш., 51°22′ в. д., 85 м над ур. м.), на коре в нижней части стволов *Populus tremula* по берегу старицы, 30 XI 1995, № 3271 (SYKO, UPS).

13. В 3 км на северо-восток от д. Додзь, берег оз. Додзь (61°47′ с. ш., 51°23′ в. д., 85 м над ур. м.), среди мхов и на коре в нижней части стволов *Populus tremula*, растущих у края воды, 13 VII 1997 (SYKO).

14. В 3 км на восток от пос. Усть-Локчим, левый берег р. Вычегда, между озером Выльордым и р. Локчим (61°47′ с. ш., 51°41′ в. д., 85 м над ур. м.), пойменные луга, понижения с ивой и смешанные древостои, в основании стволов *Salix* sp. и *Populus tremula*, 16 IV 1996, № 4245, 4255 (SYKO, UPS).

15. Окр. пос. Усть-Локчим, левый берег р. Вычегда (61°46′ с. ш., 51°42′ в. д., 80 м над ур. м.), регулярно затапливаемый средневозрастный осинник в понижении рельефа, на коре, поверх и среди мхов на стволах *Populus tremula*, 10 X 1995, № 2588, 2589, 2590, 2612, 2613 (SYKO, UPS).

16. В 3 км на северо-северо-восток от с. Корткерос, правый берег р. Вычегда (61°49′ с. ш., 51°35′ в. д., 81 м над ур. м.), заболоченное понижение в пойме, осиновый древостой по берегу зарастающей старицы, на коре в нижней части ствола *Populus tremula*, 8 VII 1997 (SYKO).

17. В 6—7 км на восток от с. Корткерос, левый берег р. Вычегда (61°47′ с. ш., 51°40′ в. д., 90 м над ур. м.), пойменные заболоченные осиновый и березовый древостои, на коре *Populus tremula*, 7 VII 1997 (SYKO).

18. **Сыктывдинский р-н.** В 4 км на юго-восток от с. Часово (61°59′ с. ш., 50°43′ в. д., 82 м над ур. м.), мелколиственный древостой по берегу небольшой старицы, среди мхов и на коре стволов *Populus tremula*, 20 XII 1995, № 3575 (SYKO, UPS).

19. Окр. д. Морово, левый берег р. Сысола (61°31′ с. ш., 50°36′ в. д., 100 м над ур. м.), мелколиственный лес в понижении поймы, поверх мхов в комлевой части ствола *Salix* sp. и на коре *Populus tremula*, 9 IX 1995, № 2238, 2258 (SYKO, UPS).

20. В 4 км на юго-восток от с. Выльгорт, левый берег р. Сысола, оз. Еля-ты (61°35′ с. ш., 50°47′ в. д., 110 м над ур. м.), пойменный древостой, на мхах на пне, среди мхов на коре в нижней части стволов *Populus tremula*, 19—20 VII 1995, № 2017 (SYKO, UPS).

21. Окр. с. Усть-Пожег, устье р. Пожег (61°58′ с. ш., 50°14′ в. д., 75 м над ур. м.), смешанные древостои по берегу старицы и вокруг пойменных лугов, среди мхов на пнях *Betula* sp. и *Pinus* sp., в основании стволов *Populus tremula*, 24 IV 1996, № 4472, 4490, 4491 (SYKO).

22. В 4 км на север от ст. Язель, левый берег р. Вычегда, устье ручья Язель (61°58′ с. ш., 50°37′ в. д., 90 м над ур. м.), край смешанного леса со старыми деревьями осины, на коре, поверх и среди мхов в нижней части стволов *Populus tremula* и *Betula* sp., 29 IV 1996, № 4650, 4672 (SYKO).

23. В 5.5 км на юго-восток от с. Озел, правый берег р. Вычегда (61°45′ с. ш., 51°12′ в. д., 82 м над ур. м.), край смешанного леса возле пойменного луга, в основании стволов *Populus tremula* и *Betula* sp., 10 IV 1996, № 4154, 4156 (SYKO).

24. В 4 км на юго-юго-восток от с. Озел, правый берег р. Вычегда (61°44′ с. ш., 51°09′ в. д., 82 м над ур. м.), группа старовозрастных ив, среди и поверх мхов в основании ствола *Populus tremula*, 10 IV 1996, № 4216 (SYKO).

25. Окр. с. Озел, правый берег р. Вычегда (61°43′ с. ш., 51°15′ в. д., 82 м над ур. м.), пойменный смешанный лес в межгривном понижении, среди мхов в нижней части стволов *Populus tremula* и *Salix* sp., 27 VI 1997 (SYKO).

26. Берег оз. Сейты, правый берег р. Вычегда (61°47′ с. ш., 51°15′ в. д., 82 м над ур. м.), пойменные средневозрастные осиновые и смешанные осиново-березовые древостои в межгривных понижениях, на коре, среди и поверх мхов в нижней части стволов и на мхах на валеже *Populus tremula*, 27 VI 1997 (SYKO).

27. **Усть-Куломский р-н.** Окр. с. Усть-Кулом, устье р. Кулом-ю (61°40′ с. ш., 53°45′ в. д., 100 м над ур. м.), пойменные смешанные и осиновые древостои, среди мхов и на коре в основании стволов *Populus tremula*, 2 IX 1996 (SYKO).

28. **Прилузский р-н.** Окр. с. Читаево, левый берег р. Луза (60°28′ с. ш., 49°34′ в. д., 110 м над ур. м.), берег старицы, заболоченный смешанный лес в понижении рельефа, на комле среди мхов *Populus tremula*, 16 VI 1996 (SYKO).

29. **Усть-Вымский р-н.** Окр. с. Туис-Керос, левый берег р. Вычегда (62°10′ с. ш., 51°17′ в. д., 100 м над ур. м.), пойменный березняк, межгривное понижение, поверх мхов и на коре *Populus tremula*, 5 VIII 1997 (SYKO).

30. Окр. с. Эжелты, берег оз. Эжелты (62°05′ с. ш., 50°13′ в. д., 110 м над ур. м.), пойменный осиновый лес, на коре, среди и поверх мхов в нижней части стволов *Populus tremula*, 4 VIII 1998 (SYKO).

Кировская область

31. В 1.5 км на юго-запад от г. Халтурин, правый берег р. Вятка (58°31′ с. ш., 48°52′ в. д., 100 м над ур. м.), смешанный древостой по берегу старицы, среди мхов в нижней части наклоненного ствола *Salix alba* у уреза воды, 19 VII 1996 (SYKO).

В Республике Коми *Leptogium rivulare* впервые был найден в Троицко-Печорском р-не в долине р. Печора (см. местонахождение 1) (Hermansson, Kudryavtseva, 1996; Херманссон, Кудрявцева, 1997). Позднее были сделаны дополнительные находки как на р. Печора (бассейн Баренцева моря), так и в долинах рек Вычегда, Сысола, Луза (бассейн Белого моря) и Вятка (бассейн Каспийского моря). На сегодняшний день известно 30 местонахождений в Республике Коми и 1 в Кировской обл. (рис. 2). Собранные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми научного центра УрО РАН (SYKO) и Ботанического музея Уппсальского университета (UPS).

Все местообитания приурочены к древостоям в межгривных понижениях пойм, по берегам стариц и пойменных озер, для которых характерна постоянная повышен-

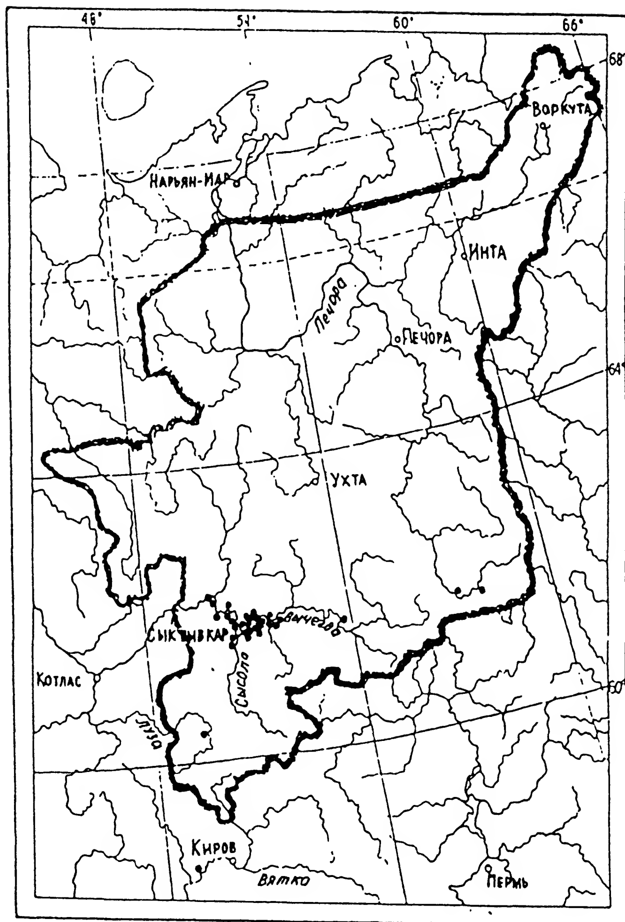


Рис. 2. Распространение *Leptogium rivulare* на северо-востоке Европейской России.

а — места сбора образцов, *б* — границы Республики Коми.

ная влажность воздуха. Поддержанию высокого уровня влажности способствуют весенние паводки, во время которых талломы *L. rivulare* долгое время находятся под водой. Средняя продолжительность паводков около 50 дней на всех реках; максимальная продолжительность — 96 дней на р. Печора (пос. Якша), 94 — на р. Вычегда (г. Сыктывкар), 71 — на р. Луза (с. Читаево) (Многолетние..., 1985, 1986).

L. rivulare встречается главным образом в смешанных мелколиственных лесах (11 местонахождений), на отдельно стоящих деревьях, растущих у уреза воды (8), в осиновых (5), ивовых (3) и березовых (1) древостоях; в 2 случаях был найден в хвойных насаждениях. Всего зафиксировано 262 дерева с *L. rivulare*. В подавляющем большинстве случаев вид поселялся на стволах *Populus tremula* (244 дерева, или 93 %), изредка на *Salix* sp. (10), *Betula* sp. (7), однажды был обнаружен среди мхов в комлевой части старого пня *Pinus sylvestris*. Обычно лишайник растет среди или поверх мхов в нижней части стволов деревьев (приблизительно в 85 % случаев), реже на коре. Кора осины отличается повышенной влагоемкостью (Barkman, 1958), нижние части стволов деревьев сильно обрастают бриофитами (Kuusinen, 1994; Шубина и др., 1996; Дулин и др., 1998, и др.), что способствует сохранению влаги. Осина достаточно влаголюбива и наряду с ивой чаще других деревьев растет по

берегам водоемов (Бородина и др., 1966). Возможно, в силу вышеперечисленных факторов *Leptogium rivulare* как гигрофит предпочитает осину другим породам деревьев.

В большинстве из обследованных участков лишайник отмечен на незначительном числе деревьев, число талломов также было малочисленным. Только в двух местах *L. rivulare* встречался в большом обилии, поселяясь практически на каждом стволе осины и поднимаясь на высоту 1—2 м (см. местонахождения 15 и 25). Условия обитания в данных экотопах, по-видимому, являются наиболее оптимальными для нормального роста и размножения лептогиума. Осиновые и смешанные осиново-березовые древостои расположены в депрессиях рельефа поймы, где дольше задерживается паводковая вода; и в течение лета они могут периодически заполняться водой при выпадении обильных осадков. Данные насаждения отличаются высокой сомкнутостью крон, что определяет достаточное затенение. Соответственно длительное время сохраняется высокий фон влажности.

Возможно, популяция *L. rivulare* на европейском северо-востоке является наиболее крупной из всех известных на сегодняшний день в мире. Предположительно, вид может встречаться достаточно широко в пойменных условиях в подзонах средней и южной тайги как Республики Коми, так и рядом расположенных областей. Дальнейшие исследования по выявлению новых местообитаний и изучению экологии этого редкого вида становятся все более актуальными, поскольку появляются новые сведения об исчезновении лишайника в некоторых районах. Так, в 1996 г. в долине р. Даларна практически полностью исчезла одна из самых многочисленных популяций лептогиума в Швеции. Причину случившегося ученые видят в продолжительном по времени паводке. В течение двух последующих лет в этом районе не наблюдалось появления новых талломов лишайника. Хотя *L. rivulare* является одним из немногих видов лишайников, переносящих длительный период затопления, однако до сих пор не ясно, насколько продолжительным может быть этот период.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бородина Н. А., Некрасов В. И., Некрасова С. Н. и др. Деревья и кустарники СССР. М., 1966. 637 с.

Дулин М. В., Железнова Г. В., Шубина Т. Н. и др. Мхи-эпифиты осиновых лесов бассейна реки Вычегды (Республика Коми) // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов: Материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвященной 125-летию И. И. Спрыгина. Пенза, 1998. С. 252—254.

Инашвили Ц. Н. Сем. *Collemataceae* // Определитель лишайников СССР. Л., 1975. Вып. 3. С. 80—118.

Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Л., 1985. Т. 1. Вып. 9. 150 с.; 1986. Т. 1. Вып. 8. 396 с.

Окснер А. Н. Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. Вып. 2. 284 с.

Херманссон Я., Кудрявцева Д. И. Лишайники Печоро-Илычского заповедника // Флора и растительность Печоро-Илычского биосферного заповедника. Екатеринбург, 1997. С. 224—325.

Шубина Т. П., Железнова Г. В., Дегтева С. В., Кустышева А. А. Листостебельные мхи осиновых лесов подзоны средней тайги (Республика Коми) // Биологическое разнообразие антропогенно-трансформированных ландшафтов европейского северо-востока России. Сыктывкар, 1996. С. 102—108.

Barkman J. J. Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. Assen, 1958. 628 p.

Hawksworth D. L., Kirk P. M., Sutton B. C., Pegler D. N. Dictionary of the fungi. CAB International. 1995. 616 p.

Hermansson J., Kudryavtseva D. I. Notes on the lichens of Pechoro-Ilych zapovednik, Republic Komi, Russia // Graphis Scripta. Oslo, 1996. N 7. P. 67—78.

Jørgensen P. M. Further notes on European taxa of the lichen genus *Leptogium*, with emphasis on the small species // Lichenologist. 1994. Vol. 26. N 1. P. 1—29.

Jørgensen P. M., James P. W. Studies in some *Leptogium* species of western Europe // Lichenologist. 1983. Vol. 15. P. 109—125.

Kuusinen M. Epiphytic lichen flora and diversity on *Populus tremula* in old-growth and managed forest of southern and middle boreal Finland // Ann. Bot. Fenn. 1994. Vol. 31. P. 242—260.

Kuusinen M., Kaipiainen H., Puolasmaa A., Ahti T. Threatened lichens in Finland // Cryptogamic Botany. 1995. Vol. 5. P. 247—251.

Randlane T. Leptogium rivulare (Ach.) Mont. — a new rare lichen species in Estonia // Folia cryptogamarum Estoniae. Tallin, 1987. Vol. 25. P. 8—33.

Vänskä H. Hotade lavar och lavbiotoper i Finland // Graphis Scripta. Oslo, 1987. N 1. P. 79—80.

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Сыктывкар
Ludvika Municipality, Unit for Physical Planning
Ludvika, Sweden

Получено 24 IX 1998

SUMMARY

Thirty one habitats of *Leptogium rivulare* (Arh.) Mont. in the European North-East of Russia (30 habitats in Komi Republic and one habitat in Kirov region) are found. All the habitats are confined to the tree stands at the floodplains. In the overwhelming majority of cases *L. rivulare* grows among or over mosses at the trunk bases of *Populus tremula*. The studied population of *L. rivulare* is probably the largest in the world.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47 + 57) : 582

ЭЛЕОНОРА ЦОЛАКОВНА ГАБРИЭЛЯН
(к 70-летию со дня рождения)

T. V. EGOROVA, A. L. TAKHTAJAN. ELEONORA TSOLAKOVNA GABRIELIAN (ON THE OCCASION OF HER 70TH BIRTHDAY)

В этом году исполнилось 70 лет Элеоноре Цолаковне Габриэлян — доктору биологических наук, профессору, выдающемуся систематику высших растений, заведующему Отделом систематики и географии растений Института ботаники Национальной академии наук Армении, президенту Армянского ботанического общества, знатоку и защитнику растительного мира Армении.

Элеонора Цолаковна родилась 22 февраля 1929 г. в г. Ереване, в семье служащих. Ее мать преподавала иностранные языки; отец, инженер-механик, был репрессирован, когда Э. Ц. еще не исполнилось 8 лет (его реабилитировали посмертно в 1956 г.). В 1946 г. Э. Ц. заканчивает среднюю школу и поступает на биолого-почвенный факультет Ереванского государственного университета. Через 2 года она перевелась на биолого-почвенный факультет Московского государственного университета, который с отличием окончила в 1951 г. В 1952—1955 гг. Э. Ц. учится в аспирантуре в г. Ленинграде, в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР, в Отделе систематики и географии высших растений, и завершает ее успешной защитой кандидатской диссертации на тему «Кавказские представители рода *Sorbus* L.». Научным руководителем Э. Ц. был А. Л. Тахтаджян, с которым она впервые встретилась во время учебы в Ереванском государственном университете. Уже тогда в Э. Ц.



была видна необыкновенная любовь к природе, которую она пронесла через всю свою жизнь.

В 1955 г. Э. Ц. зачисляется в Отдел систематики и географии растений Института ботаники АН Армянской ССР на должность младшего научного сотрудника. В 1960 г. она получает должность старшего научного сотрудника, а в 1986 г. — должность ведущего научного сотрудника. С 1989 г. и по настоящее время Э. Ц. заведует Отделом систематики и географии растений Института ботаники НАН Армении.

Научная деятельность Э. Ц. Габриэлян необычайно многогранна. Но ботанической общественности Э. Ц. известна более всего как монограф сложнейшего в систематическом отношении рода *Sorbus* L. (рябина). Ей принадлежит большое число работ, посвященных таксономии, географическому распространению, морфологии, анатомии и палинологии азиатских видов этого рода, а также обсуждению вопросов их гибридизации и изменчивости. Наиболее важные из них: «Материалы по анатомии плодов и морфологии цветков кавказских представителей рода *Sorbus* L.» (1958), «The genus *Sorbus* L. in Turkey» (1961), «Строение древесины западноазиатских видов рода *Sorbus* L.» (1971), «Анатомия семенной оболочки азиатских видов рода *Sorbus* L. в связи с их систематикой» (1975), «Материалы к палиносистематическому изучению азиатских видов рода *Sorbus* L.» (1975), «К морфологии и биологии проростков рода *Sorbus* L.» (1977) и др.

Наблюдения в природе во время многочисленных поездок по Армении и другим регионам Кавказа, критическое изучение обширных личных гербарных сборов, а также коллекций по роду *Sorbus*, хранящихся в LE, других ботанических учреждениях бывшего СССР, во многих гербариях зарубежных стран (Бельгии, Польши, Турции, Ирана, Англии, Швейцарии, Франции, Индии), и проведенные морфолого-анатомические исследования позволили Э. Ц. подготовить и защитить в 1974 г. в Ереване докторскую диссертацию на тему «Род *Sorbus* L. в Западной Азии и Гималаях», а вскоре, в 1978 г., опубликовать фундаментальную монографию «Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев», которая получила широкую известность и была высоко оценена ботаниками СССР и зарубежных стран (Baranec, 1980; Егорова, 1981; Тихомиров, 1981; Мелконян, 1986; Greuter, 1989). Она составляет золотой фонд мировой литературы по систематике цветковых растений. За названную монографию Э. Ц. была удостоена в 1984 г. высшей награды Академии наук СССР — премии имени В. Л. Комарова (Премия..., 1985). Э. Ц. является автором обработки рода *Sorbus* во «Flora of Turkey» (1972).

Научные интересы Э. Ц. далеко не ограничиваются исследованиями рода *Sorbus*. Одновременно с ними Э. Ц. интенсивно занимается изучением систематики многих групп растений флоры Армении. Ею написаны статьи по родам *Colpodium*, *Poa*, *Rhizocephalus*, *Tulipa*, *Merendera*, *Galanthus*, *Medicago*, *Trigonella*, *Alcea*, *Linum*, *Scrophularia*, *Linaria*, *Verbascum*, *Artemisia*, *Centaurea*, *Xeranthemum*, *Amberboa*, *Carthamus* и др. Среди них особо отметим следующие работы: «К таксономическому и кариологическому изучению армянских тюльпанов» (1971), «Конспект видов рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) в Армении» (1986), «Обзор полыней Южного Закавказья» (1986), «Фитогеографический и морфологический анализ видов рода *Merendera* в связи с эволюцией рода» (1987), «Обзор видов подрода *Xanthopsis* (DC.) Tzvel. рода *Centaurea*» (1988), «On the generic status of certain groups of *Centaureinae* (*Compositae*)» (1995).

Совместно с W. Greuter она составила каталог *Pteridophyta* армянской флоры (1984).

Э. Ц. выполнила обработки семейств *Fabaceae* (роды *Medicago* и *Trigonella*), *Malvaceae*, *Poaceae* и *Santalaceae* для книги А. Л. Тахтаджяна и Ан. А. Федорова «Флора Еревана» (1972).

Э. Ц. — активнейший автор многотомного издания «Флора Армении», инициатором и главным редактором которой является А. Л. Тахтаджян. Э. Ц. принадлежат в этом издании наиболее обширные и таксономически сложные обработки. Для 3-го тома «Флоры Армении» она обработала род *Sorbus* (1958), для 4-го — роды *Medicago*,

Trigonella и *Vavilovia* (*Fabaceae*) (1962), для 6-го — семейства *Malvaceae*, *Santalaceae* и роды *Sanicula*, *Astrantia* и *Actinolema* из сем. *Apiaceae* (1973), для 7-го — сем. *Convolvulaceae* (1980), для 8-го — большое сем. *Scrophulariaceae* (1987). Для 9-го тома Э. Ц. сделала обширные обработки родов сем. *Asteraceae*, принадлежащих к трибе *Carlineae* (роды *Xeranthemum* и *Chardinia*), подтрибе *Centaureinae* (роды *Serratula*, *Amberboa*, *Psephellus*, *Centaurea* (кроме подрода *Centaurea*), *Carthamus* и мн. др.) и трибе *Anthemideae* (род *Artemisia*). В настоящее время Э. Ц. завершает обработку целого ряда однодольных (семейства *Amaryllidaceae*, *Colchicaceae*, *Iridaceae*, *Liliaceae*) для 10-го тома «Флоры Армении» и подготавливает рукопись по многим родам злаков для завершающего 11-го тома.

Следует отметить большую и очень трудную организационную работу Э. Ц., связанную с подготовкой к изданию 9-го тома «Флоры Армении», создаваемого в тяжелейших условиях, когда сотрудники Института ботаники, как и все население Еревана, вынуждены были жить без электричества, газа, отопления, транспорта и достаточного количества продуктов питания. В такой сложной обстановке издание 9-го тома «Флоры» в Ереване, где вышли в свет все предыдущие тома, не представлялось возможным. Этот том был опубликован в 1995 г. в Германии, в издательстве Koeltz Scientific Books.

Изучение Элеонорой Цолаковной систематики таксонов флоры Армении сопровождалось ее бесчисленными экспедиционными поездками и пешими маршрутами по всей территории страны, наблюдениями за растениями в природе, сборами и тщательным определением обширных гербарных коллекций. Все это позволило Э. Ц. стать не только прекрасным систематиком, но и глубоким знатоком растительного мира Армении. Авторы этой статьи не раз совершали ботанические экскурсии по Армении вместе с Норой Габриэлян и ее коллегами А. М. Барсегяном, В. Е. Аветисян, В. А. Манакяном и видели, с каким огромным энтузиазмом и жадным интересом она ходит по горам, ущельям, снежникам и каменным осыпям и карабкается по скалам, увлеченно собирая растения и до отказа наполняя ими гербарную сумку. Нора казалась царицей богатой армянской природы, которая щедро раскрывала ей свои тайны. Обработка собранных Э. Ц. растений, которые составляют весьма значительную часть гербарной коллекции Института ботаники НАН Армении, дала возможность выявить множество (свыше 300) видов и ряд родов, новых для флоры Армении, территории бывшего СССР и для науки. Статьи о флористических находках (1959, 1961, 1964, 1967, 1970, 1973, 1978, 1980, 1982, 1984, 1985, 1987, 1989, 1997 и др.) занимают важное место в научном творчестве Э. Ц., так же как и описание новых для науки видов. Новые виды установлены ею в родах *Sorbus*, *Allochrusa*, *Linum*, *Scrophularia*, *Verbascum*, *Carthamus*, *Centaurea*, *Galanthus*, *Merendera*, *Tulipa* и др. Великолепное знание флоры Армении позволило Э. Ц. написать интереснейшие работы: «О флористических связях Кавказа и Балкан на примере рода *Sorbus* L.» (1973) и «Эндемизм и флористические связи Армянского нагорья» (1989).

Всего Элеонора Цолаковна опубликовала свыше 150 научных работ. Их отличает высокий профессионализм и научная зрелость. Многие работы напечатаны на английском языке, в известных зарубежных периодических изданиях (Candollea, Taxon, Willdenowia и др.) и тематических сборниках.

Плодотворную научную деятельность Э. Ц. успешно сочетает с большой научно-организационной работой. Она заведует (с 1989 г.) Отделом систематики и географии растений Института ботаники НАН Армении, является членом Специализированного совета по ботанике при данном Институте, президентом Армянского ботанического общества, заместителем председателя Координационного совета по заповедникам НАН Армении и членом Совета Комитета по охране окружающей среды. На протяжении многих лет Э. Ц. была действительным членом Всесоюзного ботанического общества (ВБО) (теперь это Русское ботаническое общество). В 1988 г. на VIII съезде ВБО в г. Алма-Ате ее избрали членом Совета ВБО. В настоящее время Э. Ц. — член Русского ботанического общества (РБО) и член Редакционного совета Ботанического журнала РБО.

С 1967 г. Э. Ц. — действительный член Международной ассоциации по таксономии растений (International Association for Plant Taxonomy, IAPT), с 1974 г. — член Организации фитотаксономических исследований Средиземноморской области (Organisation for the Phyto-Taxonomic Investigation of the Mediterranean Area, OPTIMA), а с 1989 г. — член Исполнительного совета (the Executive council) этой организации, член Международного совета и Региональный советник Международного проекта по созданию списка растений Средиземноморья (Med-Checklist). За большие научно-организационные заслуги Э. Ц. была награждена именной медалью XII Международного ботанического конгресса (МБК), проходившего в июле 1975 г. в Ленинграде и именной серебряной медалью XIV МБК, состоявшегося в июле 1987 г. в Берлине.

Э. Ц. подготовила многих кандидатов биологических наук из числа аспирантов и соискателей и была научным консультантом при выполнении докторских диссертаций. Будучи высококвалифицированным и широкоэрудированным специалистом, она непрерывно консультирует своих коллег по разнообразным вопросам систематики, фитогеографии и флористики, оппонирует докторские и кандидатские диссертации. В течение 13 лет Э. Ц. преподавала методические основы систематики в Ереванском государственном университете. В 1993 г. Э. Ц. получила звание профессора.

Благодаря своему научному весу, обаянию и исключительной коммуникабельности Э. Ц. тесно контактирует с многочисленными коллегами: авторами настоящей статьи, Н. Д. Агаповой, З. Т. Артюшенко, А. Г. Еленевским, С. Г. Жилиным, Р. В. Камелиным, Ю. Л. Меницким, Е. В. Мордак, М. Г. Пименовым, Т. Н. Поповой, Н. Н. Цвелевым, M. Dittrich, F. Ehrendorfer, M. Fischer, W. Greuter, A. Huber-Morath, C. Jarvis, C. Jeffrey, P. Raven, G. Wagenitz и др. Многие годы ее связывала большая дружба с крупнейшим ботаником современности A. Cronquist. С глубоким уважением и симпатией относилась она к И. П. Манденовой, С. Г. Тамамшян, В. Н. Тихомирову, И. И. Тумаджанову, С. К. Черепанову, Б. К. Шишкину, P. H. Davis, H. Eichler, K. H. Rechinger, которые находились в сфере ее научной деятельности.

После XII МБК Э. Ц. организовала для иностранных ученых ботанические экскурсии по Армении. С истинно армянским гостеприимством и радушием она принимает в Ереване русских и других зарубежных ботаников, с гордостью показывает им красоты родной природы и знакомит с современной армянской живописью, скульптурой, архитектурой и с памятниками армянской старины. Со многими ботаниками Э. Ц. публикует совместные работы. В ее честь описано 6 новых видов.

Нельзя не оценить активную деятельность Э. Ц., связанную с охраной растительного мира Армении. Э. Ц. является заместителем председателя Координационного совета по заповедникам Национальной академии наук Армении. Ею составлен «Список редких и исчезающих видов Армении» (1979), написаны работы: «О необходимости охраны нагорных ксерофитов на примере Хосровского заповедника» (1987), «Заповедное дело в Армении» (1988). На армянском языке она опубликовала статью «Актуальные задачи охраны растительного покрова АрмССР» (1986). Ею написаны очерки о Хосровском, Шикахохском и Эребунийском заповедниках в книге «Заповедники Кавказа» (1990). Э. Ц. является научным редактором и соавтором «Красной книги Армянской ССР (растения)» (1990), а также одним из авторов «Красной книги СССР» (1984).

Безграничная любовь к своей стране сделала Э. Ц. горячим, самоотверженным и действенным защитником ее природы. Вместе с А. Л. Тахтаджяном она организовала в 1980-х годах серию выступлений по телевидению, радио и во всесоюзной прессе, и благодаря этому было предотвращено строительство Гидроаккумулирующей электростанции (ГАЭС) с возведением 2 огромных бассейнов в центральной части самого лучшего из имеющихся в Армении Хосровского заповедника, где растет более половины всех видов ее флоры и где находится locus classicus целого ряда видов родов *Pyrus*, *Sorbus*, *Secale* и др. После многочисленных обоснований и многолетних

настойчивых требований Элеоноре Цолаковне совместно с П. А. Гандиляном и А. М. Барсегяном удалось добиться организации Эребунийского заповедника, уникального по богатству дикими зерновыми (3 вида рода *Triticum*, виды родов *Secale*, *Hordeum* и *Aegilops*, *Amblyopyrum muticum*) и некоторыми другими растениями (дикий шпинат *Spinacia tetrandra*, *Iris elegantissima*, *Gladiolus atroviolaceus* и др.). Благодаря открытым письмам, многочисленным интервью в прессе и другим энергичным мерам воздействия Э. Ц. удалось спасти Артанишский заповедник от передачи его в распоряжение воинской части Министерства обороны Армении. Сам министр обороны прислал потом Э. Ц. письмо с извинениями. Много усилий было затрачено для восстановления статуса заповедника на территории, прилегающей к Шикахоху.

В поисках растений Э. Ц. объездила практически все районы Армении, Карабаха и Нахичевани, посетив почти все горные хребты Закавказья. Она побывала и в других местах Кавказа (Сванетия, Аибга, Колхида, Талыш и др.), а также в Прибалтике, Карпатах, на п-ове Камчатка, в Средней Азии. Но ее научные интересы постоянно выходили далеко за пределы Кавказа и других регионов бывшего СССР. Жизнь Э. Ц. чрезвычайно насыщена зарубежными поездками, путешествиями, участием в международных конгрессах, симпозиумах и конференциях. Растительный мир разных стран захватывает и волнует Э. Ц. не меньше, чем флора ее родной Армении.

В 1973 г. Э. Ц. принимает участие в проходившей в Софии конференции по проблемам флоры и растительности Балкан и совместно с А. Л. Тахтаджяном совершает экскурсии по Болгарии. По приглашению К. Бровича Э. Ц. посещает в 1974 г. Институт дендрологии в Курнике около Познани, где определяла коллекцию рябин, и Ягеллонский университет в Кракове. В сентябре 1977 г. она едет в Великобританию, сначала в Кембридж, где присутствует на заключительном симпозиуме организации «Флора Европы» по случаю завершения 5-томного издания «Flora Europaea», а затем в Эдинбург (по приглашению P. Davis) с целью уточнения ареалов разных групп растений для подготовляемых томов «Flora of Turkey». В Кембридже, Винчестере и Ливерпуле Э. Ц. определяет живые коллекции видов *Sorbus* в ботанических садах. Вскоре, в сентябре 1980 г., Э. Ц. приезжает в Мадрид на III конференцию организации OPTIMA. В окрестностях Барселоны она знакомится с хорошо известными по литературе типами средиземноморской растительности (маквис, гаррига, томилляры, харализа), а на побережье Атлантического океана — со своеобразной растительностью песчаных дюн.

Фантастически богатыми впечатлениями было насыщено 5-месячное путешествие Э. Ц. (совместно с Л. В. Аверьяновым, Л. Ю. Буданцевым, Р. И. Гагнидзе, Д. Н. Доброчаевой, С. Г. Жилиным, М. Иванишвили, Н. Н. Цвелевым, Ю. Р. Шеляг-Сосонко и др.) по Индийскому океану на научно-исследовательском судне «Академик Вернадский». Во время этой ботанико-океанографической экспедиции (со 2 июля по 29 ноября 1981 г.) Э. Ц. побывала на Сейшельских о-вах, в Кении, на островах Мадагаскар и Маврикий, в Сингапуре, в г. Мадрас, на о-ве Шри Ланка (Цейлон), Мальдивских о-вах, на о-ве Сокотра и в Греции.

Исключительно интересными были поездки Э. Ц. по США (22 VII—7 IX 1982 г.). Вот далеко не полный перечень мест, которые она посетила: Нью-Йорк, Бостон (работа в гербарии Arnold Arboretum, определение живой коллекции по *Sorbus*), прерии штата Арканзас, г. Сент-Луис в штате Миссури, Лос-Анджелес — Клермонт — Секвойя Национальный парк, штат Юта (города Солт-Лейк-Сити, Логан и Прово), штат Невада (г. Лас-Вегас), штат Аризона (Большой Каньон, Зайон (Zion) Парк, Глен Каньон и Брайс (Bryce) Каньон — огромный цирк с красочными останцами), Вашингтон (Смитсониевский институт — Smithsonian Institute), красивейший Ботанический сад Дюпонов близ Балтимора. Спутниками Э. Ц. во время ее путешествий по Америке были А. Л. Тахтаджян и А. Кронквист.

Приехав в 1983 г. (2—22 VI) в Италию, на о-в Сицилия, для участия в IV конференции OPTIMA, Э. Ц. совершила экскурсию на вулкан Этна, где наблюдала его извержение, на о-ва Эгади (как член комиссии по охране природы принимала участие в организации заповедника на о-ве Маретимо); в Гербарии Университета

Флоренции изучала типовые образцы видов, описанных с Кавказа ботаниками C. Sommier и E. Levier; работала в Риме, была в Венеции и Неаполе. В 1987 г. (23 VII—2 VIII) участвовала в работе XIV МБК в Западном Берлине, где была избрана почетным вице-президентом и получила именную серебряную медаль Конгресса. В 1988 г. Э. Ц. работает в Женеве (G, G-Boiss., G-DC.) с типовым материалом по сем. *Asteraceae* (роды подтрибы *Centaureinae*) и другим группам растений и совершает экскурсии со швейцарскими ботаниками A. Charpin и M. Dittrich на хребет Юра и в Альпы-Шампэ, где наблюдает степную растительность, различные типы лесов и классические альпийские ковры.

На VI конференции OPTIMA (8 IX—18 IX 1989) в Греции, в Дельфах, Э. Ц. избирается членом Исполнительного совета этой организации сроком на 6 лет (а в 1995 г., в Севилье, ее переизбирают на следующий срок, до 2001 г.). Вместе с Kit Tan и A. Strid она совершает экскурсии в окрестности Пелопоннеса, где видит настоящую фригану и маквис, и на гору Парнас.

В 1990 г. (3 VIII—3 IX) Э. Ц. вновь посещает США, где участвует в Ричмонде (штат Вирджиния) в конференции Ботанического общества Американского института биологических наук (AIBS), экскурсирует с A. Cronquist, наблюдая растительность дюн на побережье Атлантического океана и восторгаясь лесом из болотных кипарисов (*Taxodium distichum*), покрытых сизыми, свисающими, длинными космами эпифита *Tillandsia usneoides* («испанский мох», сем. *Bromeliaceae*), похожего на лишайник уснею. Направляясь в Нью-Йорк, она проехала через Чесапикский залив по знаменитому морскому мосту Chesapeake Bay Bridge протяженностью около 18 миль (чудо современной техники и архитектуры). Э. Ц. совершила ряд экскурсий по штатам Миссури (Сент-Луис и др.) и Нью-Джерси и (совместно с A. Cronquist) по штату Массачусетс, где видела хвойно-лиственный лес с *Tsuga canadensis*. Во время обеих поездок в США Э. Ц. выступала с докладами и консультировала американских коллег по роду *Sorbus*.

В 1990 и 1997 гг. Э. Ц. опять работает в Женеве с гербарными коллекциями по сложноцветным и однодольным в связи с выполнением обработок для 9-го и 10-го томов «Флоры Армении».

В декабре 1992 г. — январе 1993 г. Э. Ц. была в Австрии для изучения в Вене (W, WU) обширного гербарного материала по родам подтрибы *Centaurineae* флоры Ирана и многим родам однодольных (в частности, по роду *Ornithogalum*). Новый 1993 г. она встречала в семье K. Rechinger. Далее (июль—сентябрь 1993 г.) следуют путешествия по Ирану (Карадж—Тегеран; Горган—ущелье р. Чалус, перевал Кандаван; Исфаган—Персеполис—Шираз), во время которых Э. Ц. производила большие гербарные сборы. В течение 7 лет (1992—1999) она ежегодно по 2—4 месяца живет в Израиле, совершая многочисленные поездки по всей стране. Маршруты ее ботанических исследований пролегали от Голанских высот, горы Хермон, Галилеи, Самарии, Иудейской пустыни до пустыни Негев, Мертвого моря и Эйлата (Красное море). Неизгладимые впечатления и обширные коллекции видов интереснейшей флоры Израиля были итогом ее поездок.

На IX конференцию OPTIMA в Париже, в мае 1998 г., Э. Ц. представляет стендовый доклад по роду *Gladioulus*. В конце 1998 г. она едет в Австралию, в Сидней (the University of New South Wales), чтобы принять участие во Второй международной конференции по однодольным и Третьем международном симпозиуме по злакам (Second International Conference on the comparative Biology of the *Monocotyledonae* and Third International Symposium on Grass Systematics and Evolution). Э. Ц. сделала в Сиднее стендовый доклад «Семейство *Iridaceae* в Южном Закавказье» и совершила экскурсию в Голубые горы (Blue Mountains).

Такова уникальная география поездок Э. Ц. Габриэлян. И везде, куда бы судьба не заносила Элеонору Цолаковну, она собирала очень много растений, обогащая ими гербарные коллекции Еревана (ERE). О своих многочисленных поездках Э. Ц. делала доклады (с показом цветных слайдов) в Ереване, Тбилиси и Санкт-Петербурге.

Э. Ц. — человек высокой культуры. Она большой ценитель и знаток изобразительного искусства. Особенно близки ее сердцу картины П. Гогена, В. Ван-Гога,

А. Матисса, П. Пикассо и замечательных армянских художников, ее современников, — М. Сарьяна, Минаса (М. Аветисяна), А. Галенца, которых она знала лично, выезжала с ними на природу, посещала их мастерские. В Армянской картинной галерее (Ереван) хранится портрет Э. Ц. кисти Сарьяна, а у нее дома — ее портрет, написанный Галенцем. Э. Ц. — обладатель многих произведений всех названных и других художников Армении. Прекрасно знает Э. Ц. историю своей страны, ее богатое культурное наследие. Она — горячий патриот Армении, страстно любящий свой народ и глубоко скорбящий об его прошлых и нынешних печалях.

Заканчивая статью, хочется отметить такие человеческие качества Э. Ц., как широту ее души, сердечность, отзывчивость, эмоциональность, темпераментность, большое чувство юмора, огромное трудолюбие и совершенно исключительную, феноменальную энергию, которая в большой мере обусловила ее высокие научные и жизненные успехи.

Пожелаем дорогой Элеоноре Цолаковне Габриэлян доброго здоровья, новых путешествий и дальнейших больших достижений в ее многогранной научной деятельности.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ Э. Ц. ГАБРИЭЛЯН

1954. Строение древесины основных кавказских видов рода *Sorbus* L. // Изв. АН АрмССР. Т. 7. № 4. С. 73—79.

1955. Кавказские представители рода *Sorbus* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Изд-во АН СССР. 13 с.

1956. Новый вид рябины из Армении // Докл. АН АрмССР. Т. 22. № 2. С. 87—90.

1958. Кавказские представители рода *Sorbus* L. // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Т. 11. С. 73—141.

Материалы по анатомии плодов и морфологии цветков кавказских представителей рода *Sorbus* L. // Изв. АН АрмССР. Т. 11. № 7. С. 79—89.

Род *Sorbus* L. // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 3. С. 256—285.

1959. Заметка о роде *Rhizocephalus* Boiss. (*Gramineae*) // Докл. АН АрмССР. Т. 25. № 1. С. 35—39.

О новых флористических находках злаков из Армении // Изв. АН АрмССР. Т. 12. № 4. С. 17—20.

1960. Ботаническая экскурсия в Советские Карпаты (к сравнению флоры Советских Карпат и Кавказа) // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 13. № 6. С. 13—30. (Совместно с С. С. Харкевичем).

1961. Критические заметки о некоторых кавказских видах рода *Poa* L. // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 14. № 8. С. 71—76.

Некоторые замечательные черты флоры и растительности горы Хуступ (Зангезур) // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 14. № 1. С. 41—47. (Совместно с А. Г. Еленевским).

Некоторые новые и редкие для Армении растения // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 14. № 6. С. 91—93.

The genus *Sorbus* L. in Turkey // Notes Roy. Bot. Gard. Edinb. Vol. 23. P. 483—495.

1962. Обзор видов рода *Sorbus* L. в Турции // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 15. № 3. С. 62—71.

Роды *Trigonella* L., *Medicago* L. // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 4. С. 28—57.

Род *Vavilovia* Fed. // Там же. С. 332—337.

1963. О видах рода *Colpodium* Trin. в Армении // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 16. № 1. С. 75—80.

1964. О видах рода *Thesium* L. (*Santalaceae*) в Армении // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 17. № 12. С. 101—103.

О новых и критических видах флоры Армении // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 17. № 5. С. 77—84.

Роды *Althaea* L. и *Alcea* L. в их систематических взаимоотношениях // Тр. Бот. ин-та АН АрмССР. Т. 14. С. 49—64. (Совместно с В. Ш. Агабабяном).

Taxonomical relationship in *Althaea* and *Alcea* // Abstracts of the X International Botanical Congress. Edinburgh. Pt 2. P. 327.

1965. К систематике некоторых мальв Кавказа // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. Т. 18. № 5. С. 80—84.

1966. Новый вид тюльпана из Закавказья // Новости сист. высш. раст. Л., 1966. С. 38—40.

1967. Новые для Армении и Советского Союза виды рода *Alcea* L. // Биол. журн. Арм. Т. 20. № 10. С. 102—103.

Новый вид рода *Scrophularia* из секции *Tomiophyllum* Benth. // Биол. журн. Арм. Т. 20. № 1. С. 34—39.

Представители секции *Catabrosella* Tzvel. рода *Colpodium* Trin. в свете политипической концепции вида // Тез. докл. Совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л.: Наука. С. 32—33.

Семейства *Eriaceae*, *Pyrolaceae*, *Umbelliferae* (роды *Astrantia*, *Sanicula*) // Флора Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР. Т. 7. С. 144—151, 141—143, 16—17, 14—16.

1969. Два новых вида рябины (*Sorbus* L.) с Армянского нагорья // Биол. журн. Арм. Т. 22. № 2. С. 39—46.

Об интересной находке *Eriolobus trilobatus* в Турции // Биол. журн. Арм. Т. 22. № 8. С. 105—106.

Ревизия рода *Scrophularia* L. в Армении (сообщ. I) // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. № 2. С. 89—102.

1970. Два новых для Армении вида рода *Verbascum* // Сб. науч. тр. Всесоюз. бот. о-ва, Арм. отд. Ереван. Вып. 5. С. 5—7.

Некоторые новые и редкие виды флоры Армении // Биол. журн. Арм. Т. 23. № 1. (Совместно с П. П. Гамбаряном).

Ревизия рода *Scrophularia* L. в Армении (сообщ. II) // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. № 1. С. 59—70.

1971. К таксономическому и кариологическому изучению армянских тюльпанов // Биол. журн. Арм. Т. 24. № 5. С. 51—60. (Совместно с А. И. Погосяном).

Новый вид рода *Sorbus* L. из Гималаев // Бот. журн. Т. 56. № 5. С. 658—661.

Распространение внутривидовых таксонов *Sorbus* L. в Западной Азии в связи с эволюцией рода // Тез. IV Москов. совещ. по филогении растений. М. Т. 1. С. 104—109.

Строение древесины западноазиатских видов рода *Sorbus* L. // Биол. журн. Арм. Т. 24. № 2. С. 45—54.

1972. Анатомическое строение плодов азиатских видов рода *Sorbus* L. // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. Т. 2. С. 84—95. (Совместно с Л. Г. Мурадян).

Находка *Sorbus luristanica* в Армении // Там же. С. 151—152.

Применение математического метода в систематике рода *Sorbus* L. // Биол. журн. Арм. Т. 25. № 9. С. 23—31. (Совместно с П. П. Гамбаряном).

Fabaceae (роды *Trigonella* и *Medicago*) // А. Л. Тахтаджян, Ан. А. Федоров. Флора Еревана. Л.: Наука. С. 154—157.

Malvaceae // Там же. С. 136—139.

Poaceae // Там же. С. 346—369.

Rosaceae, род *Sorbus* // Там же. С. 145.

Santalaceae // Там же. С. 200.

Scrophulariaceae // Там же. С. 233—246.

Genus *Sorbus* L. // P. H. Davis. Flora of Turkey and the Aegean Islands. Edinburgh: The University Press. Vol. 4. P. 147—156.

1973. Анатомическое исследование узлов и черешков рода *Sorbus* L. // Биол. журн. Арм. Т. 26. № 1. С. 57—71. (Совместно с С. А. Туманян).

К палиноморфологии рода *Sorbus* L. // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. № 1. С. 71—79.

Новые и редкие флористические находки в Армении // Биол. журн. Арм. Т. 24. № 11. С. 56—60. (Совместно с П. П. Гамбаряном).

О произрастании *Sorbus Kusnetzovii* на Балканском полуострове // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. № 3. С. 128—129.

Сем. *Apiaceae* (роды *Sanicula*, *Astrantia*, *Actynolema*, *Hydrocotyle*) // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 6. С. 260—264.

Сем. *Malvaceae* // Там же. С. 60—90.

Сем. *Santalaceae* // Там же. С. 449—454.

On floristic connections of the Caucasus and the Balkans with particular reference to the genus *Sorbus* // Abstracts of the First International Symposium on Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia. P. 24—25.

1974. Род *Sorbus* L. в Западной Азии и Гималаях: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Ереван: Изд-во Ереван. гос. ун-та. 46 с.

1975. Анатомия семенной оболочки азиатских видов рода *Sorbus* в связи с их систематикой // Биол. журн. Арм. Т. 28. № 4. С. 15—22.

Конспект системы рода *Sorbus* // Тез. докл. XII Междунар. бот. конгр. Л.

Красная книга (Дикорастущие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране). Л.: Наука. 203 с. (Совместно с Л. В. Денисовой, Р. В. Камелиным, Т. Н. Поповой и др.).

Материалы к палиносистематическому изучению азиатских видов рода *Sorbus* L. // Палинология. Ереван: Изд-во АН АрмССР. С. 19—33.

Путеводитель ботанической экскурсии по Армении. Тур 20 / XII Междунар. бот. конгр. Л.: Наука. 27 с. (Совместно с А. М. Барсегяном, В. А. Манакяном, Я. И. Мулкиджаняном).

Строение семенной кожуры некоторых видов рода *Sorbus* // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. № 3. С. 77—83. (Совместно с Г. Г. Оганезовой).

On floristic connections of the Caucasus and the Balkans with particular reference to the genus *Sorbus* // Problems of Balkan flora and vegetation. Sofia. P. 216—222.

1976. On *Sorbus graeca* (Spach) Schauer found in Poland. *Sorbus graeca* (Spach) Schauer, nowy Gatunek dla flory Polski // Fragm. Fl. Geob. Ann. Vol. 22. Pars 4. P. 428—434.

1977. К морфологии и биологии проростков рода *Sorbus* // Биол. журн. Арм. Т. 30. № 9. С. 33—41. (Совместно с М. А. Кольцовой).

1978. Два новых для Армении вида рода *Gagea* // Биол. журн. Арм. Т. 31. № 3. С. 331. (Совместно с К. Е. Гусян).

Распространение *Linaria kurdica* Boiss. et Hohen. в Армении и содержание в ней ацетилнектолинарина // Раст. ресурсы СССР. Т. 14. № 1. С. 56—60. (Совместно с А. В. Патуриным и Б. А. Кривут).

Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 263 с.

IV делегатский съезд ВБО // Биол. журн. Арм. Т. 31. № 12. (Совместно с Н. Г. Гохтуни).

1979. Путеводитель ботанических экскурсий по маршруту Ереван—Севан. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 11 с.

Список редких и исчезающих видов Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. 27 с.

Kariologia przedstawiciili rodzaju *Sorbus* L. z terenu Armenskiej SRR // IV Odnopolska Konferencja Cytogenetczna. Gdansk. P. 20. (In common with A. Jankun).

1980. Выдающийся ботаник // Биол. журн. Арм. Т. 33. № 5. С. 459—465. (Совместно с С. Г. Жилиным).

Два новых рода из юго-восточной части АрмССР: *Legonsia* Durande, *Asterolinon* Hoffmanns. et Link // Уч. зап. Ереван. гос. ун-та. № 1. С. 147—148. (Совместно с А. А. Сагателян).

Новые и редкие роды и виды из северной Армении // Биол. журн. Арм. Т. 33. № 5. С. 535—537. (Совместно с К. Е. Гусян).

О роде *Chaenorhinum* (DC.) Reichenb. (*Scrophulariaceae*) на Кавказе // Биол. журн. Арм. Т. 33. № 5. С. 527—531.

О редких растениях и Красной книге Армении (на арм. яз.) // Айастани бнутюн. № 4. С. 14—15.

Род *Convolvulus* L. в Армении // Биол. журн. Арм. Т. 33. № 1. С. 73—77.

Scrophularia takhtajanii Gabr. — новый вид норичника из Армении // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука. С. 82—85.

Сем. *Convolvulaceae* // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 7. С. 162—174.

The conservation of rare, threatened species and types of vegetation in Armenia // Actas III Congr. OPTIMA. Anal. Jard. Bot. Madrid. Vol. 37. N 2. P. 773—778.

1981. Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. 2-е изд., доп. / Под ред. акад. А. Л. Тахтаджяна. Л.: Наука. 264 с. (Совместно с Л. В. Денисовой, Р. В. Камелиным, Т. Н. Поповой и др.).

1982. Новые и редкие виды флоры Армении // Биол. журн. Арм. Т. 35. № 3. С. 227—229. (Совместно с К. Г. Таманян).

Род *Galanthus* в Армении // Биол. журн. Арм. Т. 35. № 5. С. 410—412. (Совместно с К. Г. Таманян).

1983. III конференция Организации фито-таксономических исследований Средиземноморской области OPTIMA (Мадрид, 5—15 IX 1980 г.) // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1712—1713.

1984. Красная книга СССР / Под ред. А. М. Бородина. М.: Лесная промышленность. Т. 2. 478 с. (Совместно с А. М. Барсегяном, Л. С. Белоусовой, Р. В. Камелиным и др.).

Новый род *Sternbergia* Waldst et Kit. (*Amaryllidaceae*) во флоре Армении // Биол. журн. Арм. Т. 37. № 3. С. 245—247. (Совместно с А. А. Григоряном).

Редкие и исчезающие виды флоры АрмССР, их охрана и восстановление (на арм. яз.) // Состояние и охрана флоры и растительного покрова Армении. Ереван: Айастан. С. 38—46.

A revised catalogue of the *Pteridophyta* of the Armenian SSR // Willdenowia. Vol. 14. P. 145—156. (In common with W. Greuter).

1985. Выдающийся ботаник (на арм. яз.) // Гитутюн ев техника. № 6. С. 26—30. (Совместно с С. Г. Жилиным).

Высокогорные норичники (*Scrophularia*) Армении // Тез. докл. IX Всесоюз. совещ. по флоре и растительности высокогорий. ДВНЦ АН СССР. С. 16—17.

Merendera sobolifera C. A. Mey. в Армении // Биол. журн. Арм. Т. 38. № 10. С. 905—906.

Новый вид *Centaurea takhtajanii* (*Asteraceae*) из Армении // Бот. журн. Т. 70. № 4. С. 515—518. (Совместно с Ц. Р. Тонян).

Новый род и редкие виды для флоры Армении // Биол. журн. Арм. Т. 38. № 2. С. 164—166. (Совместно с К. Г. Таманян).

О новой находке исчезнувшего вида *Tulipa sylvestris* L. в Армении // Биол. журн. Арм. Т. 38. № 5. С. 447—448. (Совместно с А. А. Григоряном).

Чудеса Хосровского леса (на арм. яз.) // Гитутюн ев техника. № 10. С. 32—33.

1986. Актуальные задачи охраны растительного покрова АрмССР (на арм. яз.) // Айастани бнутюн. Т. 1. № 75. С. 12—14.

Ботанико-географический анализ армянских видов рода *Scrophularia* L. (*Scrophulariaceae*) // Биол. журн. Арм. Т. 39. № 2. С. 170—173. (Совместно с Г. М. Файвушем).

Новый эндемичный вид *Merendera mirzoevae* (*Liliaceae*) из Армении // Биол. журн. Арм. Т. 39. № 7. С. 581—585.

Обзор видов рода *Linaria* Mill. (*Scrophulariaceae*) в Армении // Новости сист. высш. растений. Л.: Наука. Т. 23. С. 143—154.

Обзор полыней (*Artemisia* L., *Asteraceae*) Южного Закавказья // Там же. С. 206—217. (Совместно с Н. С. Ханджян).

Редкие и исчезающие растения Армении (на арм. яз.) // Гитутюн ев техника. № 6. С. 1—3.

1987. Новый вид *Centaurea* (*Asteraceae*) из Армении // Бот. журн. Т. 72. № 12. С. 1657—1660. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

Новый эндемичный вид *Carthamus tamamschjanae* Gabr. (*Asteraceae*) из Армении // Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Вып. 10. С. 21—25.

О находке *Populus euphratica* на Урцском хребте // Биол. журн. Арм. Т. 40. № 6. С. 480—483. (Совместно с Н. Э. Саилян).

О необходимости охраны нагорных ксерофитов на примере Хосровского заповедника // Природа, город, человек. Ереван. С. 58—60. (Совместно с К. Г. Таманян).

Памяти Софии Георгиевны Тамамшян // Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Вып. 10. С. 5—20. (Совместно с М. Г. Пименовым).

Сем. *Scrophulariaceae* // Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР. Т. 8. С. 186—359.

Фитогеографический анализ видов *Merendera* в связи с эволюцией рода // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 14—15.

Phytogeographical and morphological analysis of the *Merendera* species in connection with the evolution of the genus // Abstracts of the International Botanical Congress. Berlin (West). Appendix 2. S. 490.

1988. Заповедное дело в Армении // Биол. журн. Арм. Т. 41. № 6. С. 536—539.

Обзор видов подрода *Xanthopsis* (DC.) Tzvel. рода *Centaurea* L. (*Asteraceae*) // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 25. С. 160—171.

(Рец.). Plant Life of South-West Asia / Ed. I. C. Hedge: Proceed. of the Symposium held at Edinburgh, September 16—20, 1985 // Биол. журн. Арм. Т. 41. № 6. С. 533—535.

1989. О находке *Acanthus dioscoridis* (*Acanthaceae*) в Армении // Бот. журн. Т. 74. № 3. С. 417—418.

(Рец.). Ал. А. Федоров, М. Э. Кирпичников, З. Т. Артюшенко. Атлас по описательной морфологии высших растений // Бот. журн. Т. 74. № 4. С. 558—560.

(Рец.). Ю. Л. Меницкий. Дубы Азии // Бот. журн. Т. 74. № 3. С. 448—450.

Эндемизм и флористические связи Армянского нагорья // Биол. журн. Арм. Т. 42. № 3. С. 190—203. (Совместно с Г. М. Файвушем).

Floristic links and endemism in the Armenian Highlands // P. H. Davis, I. C. Hedge. Festschrift «Plant Taxonomy, Phytogeography and related subjects» / Ed. Kit Tan. Edinburgh. P. 191—206. (In common with G. M. Fajvush).

Med-Checklist Notulae. 15. *Malvaceae* / Eds. W. Greuter, T. Raus // Willdenowia. Vol. 19. P. 36.

1990. *Allochrusa takhtajanii* (*Caryophyllaceae*) — новый эндемичный вид из Армении // Биол. журн. Арм. Т. 43. № 3. С. 183—187. (Совместно с М. Диттрихом).

Красная книга Армянской ССР. Ереван: Айастан. 284 с. (Совместно с В. Е. Аветисян, А. М. Барсегяном, П. А. Гандиляном и др.).

О забытом роде *Chrysopappus* (*Asteraceae*) из Малой Азии // Бот. журн. Т. 75. № 7. С. 990—994. (Совместно с М. В. Агабабян).

(Рец.). Монументальный памятник средневековой медицины. Амирдовлат Амасиаци. Ненужное для неучей. Сер. «Научное наследие». Т. 13 / Пер. с арм., предисл., коммент. С. А. Варданян // Книжное обозрение, № 12(257). С. 7.

Хосровский заповедник // Заповедники Кавказа. М.: Мысль. С. 323—339. (Совместно с Б. А. Гейликманом).

Шикахохский заповедник // Там же. С. 351—357. (Совместно с Г. М. Файвушем).

Эребунийский заповедник // Там же. С. 357—360. (Совместно с Ж. Л. Агаронян).

1991. Армен Леонович Тахтаджян // Флора, растительность и растительные ресурсы АрмССР. Вып. 13. С. 5—15. (Совместно с С. Г. Жилиным).

Заметка о виде *Colchicum zangezurum* // Там же. С. 28—33.

Новый вид рода *Centaurea* (*Asteraceae*) из Закавказья // Там же. С. 22—27.

(Рец.). Критический список сосудистых растений средиземноморских стран. 1984. Т. 1; 1986. Т. 3; 1989. Т. 4 // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 1786—1788.

Wild relatives of cultivated plants in Armenia // Bot. Chron. Vol. 10. P. 475—479.

1992. Новый вид *Centaurea cronquistii* (*Asteraceae*) из Армении // Бот. журн. Т. 77. № 9. С. 65—67. (Совместно с А. Л. Тахтаджяном).

(Рец.). Амирдовлат Амасиаци. Ненужное для неучей / Пер. с арм. и коммент. С. А. Варданян, М., 1990. 879 с. // Раст. ресурсы. Т. 28. Вып. 3. С. 164—165.

Linum barsegjanii Gabr. et Dittr., a new species from Armenia // Candollea. Vol. 47. P. 71—76. (In common with M. Dittrich).

1993. *Centaurea caroli-henrici* Gabr. et Dittr. (*Compositae—Cardueae*), a new species from Armenia // Candollea. Vol. 48. P. 245—251. (In common with M. Dittrich).

1994. Новые таксоны подрода *Psephellus* рода *Centaurea* (*Asteraceae*) из Армении и Ирана // Бот. журн. Т. 79. № 4. С. 120—129.

The generic status of some groups of *Centaureinae* // Papers of Internat. Compositae Conf. (Royal Botanical Gardens, Kew, 24 July—5 Au., 1994). № 49. P. 26.

1995. Сем. *Asteraceae*, триба *Anthemideae* (род *Artemisia* L.) // Флора Армении. Havlickuv Brod: Koeltz Scientific Books. T. 9. С. 598—617.

Сем. *Asteraceae*, триба *Cardueae* Cass. подтриба *Centaureinae* Dumort. (роды *Serratula* L., *Amberboa* (Pers.) Less., *Psephellus* Cass., *Centaurea* L. (кроме подрода *Centaurea*), *Carthamus* L. и др.) // Там же. С. 307—450.

Сем. *Asteraceae*, триба *Carlineae* Cass. (роды *Xeranthemum* L. и *Chardinia* Desf.) // Там же. С. 228—234.

On the generic status of certain groups of *Centaureinae* (*Compositae*) // Advances in Compositae Systematics / Ed. by D. J. N. Hind, C. Jeffrey, G. V. Pope. P. 145—152.

1996. *Amberboa moschata*, *A. glauca* and *A. amberboi* (*Asteraceae*: *Cardueae*). A note on their taxonomy and typification of their names // Taxon. Vol. 45. P. 213—215. (In common with C. E. Jarvis).

New data about the genus *Artemisia* L. (*Asteraceae*) in Armenia // Willdenowia. Vol. 26. P. 245—250. (In common with J. Valles).

1997. Новые флористические находки в Армении // Бот. журн. Т. 82. № 9. С. 118—121. (Совместно с И. Г. Аревшатян и П. П. Гамбаряном).

1998. Критические заметки о некоторых видах рода *Linum* L. (*Linaceae*) флоры Армении // Новости сист. высш. раст. Л.: Наука. Т. 31. С. 158—165.

(Рец.). Флора Ирана / Гл. ред. К. Х. Рехингер. 1997. № 172. 371 с. 212 табл. // Бот. журн. Т. 83. № 10. С. 153—155. (Совместно с Ж. А. Акопян).

Report on the attribution of an OPTIMA Silver Medal to Z. Diaz-Lifante and M. Raffaelli (Universidad de Sevilla) for their paper «Revision del genero *Asphodelus* L. (*Asphodelaceae*) en el Mediterraneo occidental» (Boissiera. Vol. 52. 1996) // OPTIMA Newsletter. N 33. P. 22—23.

The family *Iridaceae* in Southern Transcaucasia // Extra Abstracts of Monocots II Internat. Conf. on the Comparative Biology of the Monocotyledons (Sydney, 27 Sept.—2 Oct., 1998). P. 97.

The genus *Gladiolus* L. in Southern Transcaucasia // Paper Abstracts of IX OPTIMA Meeting (Paris, 11—17 May, 1998). N 10.

1999. Новый эндемичный вид *Colchicum goharae* (*Colchicaceae*) из Армении // Флора, растительность и растительные ресурсы Армении. Вып. 12. С. 16—17.

Galanthus artjuschenkoae (*Amaryllidaceae*), новый вид из Армении и Талыша // Там же. С. 13—14.

Merendera greuteri (*Colchicaceae*), a new endemic species from Armenia // Там же. С. 15—16.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Артюшенко З. Т., Егорова Т. В. (Рец.). Э. Ц. Габриэлян. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. 62 табл. // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1504—1507.

Мелконян М. И. Среди рябин // Наука в СССР. 1986. № 2. С. 61—63.

Тихомиров В. Н. (Рец.). Э. Ц. Габриэлян. Рябины (*Sorbus* L.) Западной Азии и Гималаев. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1978. 264 с. 62 табл. // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1502—1504.

Премия имени В. Л. Комарова — Э. Ц. Габриэлян // Вестн. АН СССР. 1985. № 5. С. 156.

Baranec T. (Review). Gabrieljan E. C. Rjabiny (*Sorbus* L.) Zapadnoj Azii i Gimalajev. Jerevan, Izdatelstvo AN Arm. SSR. 1978. 264 s. // Folia Dendrologica. 1980. N 7. P. 194—195.

Greuter W. (Review). Eleonora C. Gabrieljan. «Rjabiny (*Sorbus* L.) zapadnoj Azii i Gimalaev». Erevan, Akademia Nauk Armjanskoj SSR. 264 p. // OPTIMA Newsletter. Berlin, 1989. N 8—9. P. 38.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург
E-mail: egorova@herb.bin.ras.spb.ru

Получено 19 V 1999

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 58

«SCHLECHTENDALIA» — НОВОЕ ПЕРИОДИЧЕСКОЕ ИЗДАНИЕ

V. A. MELNIK. «SCHLECHTENDALIA» — A NEW PERIODICAL

В ноябре 1998 г. в Галле (Германия) увидел свет первый выпуск журнала «Schlechtendalia» — нового журнала ботанического профиля. Он издан Институтом геоботаники и ботаническим садом университета Мартина Лютера. И название журнала, и место его издания не случайны. Он назван по имени крупного естествоиспытателя Дидерика Франца Леонхарда фон Шлехтендаля (Diederich Franz Leonhard von Schlechtendal, 1794—1866), портрет которого помещен на обложке журнала. С Галле связаны годы деятельности (1833—1866) Шлехтендаля в местном университете, где он, будучи профессором, много сделал для процветания ботанического сада, для развития науки о растениях. Как и многие другие ученые того времени, Шлехтендаль занимался не только высшими растениями, но много времени уделял и споровым растениям, в частности грибам. В равной мере «своим» его могут считать как специалисты по высшим растениям, так и споровики (микологи).

Издание предназначено для публикации результатов научных исследований сотрудников Института геоботаники и ботанического сада университета, а также тех специалистов, кто связан с ними совместными научными проектами. Журнал формата A5 будет выходить без строгой периодичности, по мере накопления материалов, но не менее 1 раза в год. Объем его также не фиксирован, он зависит от полученных для опубликования статей. Тираж (по крайней мере первого выпуска) — 300 экземпляров. Публикуются статьи как на немецком, так и на английском языках.

Первый выпуск, объем которого составляет 44 страницы, открывается подробной биографической статьей H. Heklau о Шлехтендале, в которой рассказывается о главнейших событиях его жизни, начиная с детства, о времени его студенчества в Берлине и работе здесь, в Королевском гербарии, его работе в университете Мартина Лютера в Галле в качестве профессора ботаники. Детально описана научная деятельность Шлехтендаля на всех этапах его жизни, дан полный список его научных публикаций (прекрасный, заметим, справочный материал), отражена и его работа в качестве редактора и издателя ботанических журналов. Статья U. Braun посвящена типовым материалам по папоротникообразным и голосеменным в гербарии высших растений университета Мартина Лютера (HAL). Материалам о типовых образцах видов сем. *Ranunculaceae* в гербарии HAL посвящена статья M. H. Hoffmann. В журнале имеются еще 3 статьи U. Braun: по фитопатогенным гифомицетам, по новым находкам мучнисторосяных грибов в Германии и о дополнениях к опубликованным им в 1995 и 1998 гг. 2 выпускам монографии по *Cercosporella, Ramularia* и близким к ним родам фитопатогенных гифомицетов.

Таково содержание первого выпуска этого нового журнала. Как видим, материалы посвящены как высшим растениям, так и грибам. По сообщению редакторов этого издания R. Stordeur и U. Braun, тематика публикуемых статей будет касаться общих и частных проблем ботаники, высших и низших растений, поддержания коллекций ботанического сада и их дальнейшего развития и т. д.

Приятно отметить, что, по поступившим данным, библиотека Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН включена в список тех немногих учреждений,

которые будут получать так называемые «complimentary copies» прямо из Института геоботаники и ботанического сада университета Мартина Лютера.

Приветствуем появление нового журнала! Есть все основания полагать, что на его страницах появятся публикации, интересные не только для ботаников Германии, но и для специалистов других стран.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова РАН
Санкт-Петербург

Получено 30 III 1999

В РУССКОМ БОТАНИЧЕСКОМ ОБЩЕСТВЕ

УДК 06.013 : 002.704.31 : 006.3 (47 + 57) 58 (208)

УСТАВ МЕЖРЕГИОНАЛЬНОЙ ОБЩЕСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ «РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО»[1]

A CHARTER OF THE INTERREGIONAL PUBLIC ORGANIZATION «RUSSIAN BOTANICAL SOCIETY»

1. Общие положения

1.1. Межрегиональная общественная организация «Русское ботаническое общество», именуемая в дальнейшем «Общество», является основанным на членстве добровольным самоуправляемым общественным объединением, созданным в результате свободного волеизъявления граждан, объединившихся на основе общности интересов, для совместной деятельности по реализации целей, предусмотренных настоящим Уставом.

Русское ботаническое общество основано в 1915 году и в процессе своей деятельности неоднократно меняло свое наименование (с 1915 — Русское ботаническое общество, 1933—1947 — Государственное Всероссийское ботаническое общество, 1947—1992 — Всесоюзное ботаническое общество, 1992—1994 — Российское ботаническое общество, с 1994 года — Русское ботаническое общество).

Настоящий Устав утвержден 26 мая 1998 года X Съездом Общества в целях приведения юридического статуса и учредительных документов Общества в соответствие с положениями Федерального Закона Российской Федерации «Об общественных объединениях» и иных законов, действующих на территории Российской Федерации.

1.2. Полное официальное наименование Общества на русском языке: «Межрегиональная общественная организация „Русское ботаническое общество"».

Сокращенное наименование Общества на русском языке, допускаемое в документах Общества: «Русское ботаническое общество»; аббревиатура: «РБО».

Наименование Общества на английском языке: «Russian botanical society».

1.3. Общество является межрегиональным общественным объединением и в соответствии с уставными задачами осуществляет свою деятельность на территориях менее половины входящих в состав Российской Федерации субъектов, где созданы либо будут созданы его структурные подразделения.

1.4. Общество осуществляет свою деятельность в соответствии с Конституцией Российской Федерации, Федеральными Законами Российской Федерации «Об общественных объединениях» и «О науке и научно-технической политике», иными законами и правовыми актами, действующими на территории Российской Федерации и субъектов Российской Федерации, и настоящим Уставом.

1.5. Деятельность Общества осуществляется на основе принципов добровольности, равноправия всех его членов, самоуправления, законности и гласности.

[1] Устав утвержден X съездом Межрегиональной общественной организации «Русское ботаническое общество» 26 мая 1998 года.

1.6. Общество в основных аспектах своей деятельности тесно взаимодействует с Российской академией наук. Общество осуществляет сотрудничество и взаимодействие с иными отечественными и зарубежными научными организациями.

1.7. Общество является юридическим лицом по законодательству Российской Федерации, обладает обособленным имуществом, имеет самостоятельный баланс, счета (в том числе валютные) в банковских учреждениях, вправе от своего имени приобретать имущественные и личные неимущественные права и нести обязанности, быть истцом и ответчиком в суде, арбитражном и третейском судах.

1.8. Общество отвечает по своим обязательствам всем своим имуществом.

1.9. Общество не отвечает по обязательствам Российской Федерации, субъектов Российской Федерации, муниципальных образований и их органов, равно как Российская Федерация, субъекты Российской Федерации, муниципальные образования и их органы не отвечают по обязательствам Общества.

1.10. Общество не отвечает по обязательствам своих членов, равно как и члены Общества не отвечают по его обязательствам.

1.11. Общество имеет круглую печать со своим полным наименованием, штампы и бланки, эмблему, иные символы и атрибуты.

1.12. Место нахождения Общества и его руководящих органов: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, д. 2.

2. Цели и задачи общества

2.1. Основными целями деятельности Общества является широкое содействие развитию всех направлений фундаментальной и прикладной ботанической науки, пропаганда подлинно научных знаний в области ботаники, внедрение теоретических и практических разработок в области ботаники и охраны растительного мира, сплочение научной общественности в обсуждении и решении важнейших проблем современности.

2.2. Основными задачами Общества являются:

2.2.1. Развитие личной и общественной инициативы в фундаментальных и прикладных исследованиях ботаников различных регионов России;

2.2.2. Распространение ботанических знаний, пропаганда достижений отечественной и мировой ботаники;

2.2.3. Сохранение национального природного и культурного наследия, охрана природы и ее памятников;

2.2.4. Содействие в улучшении качества ботанического образования среди различных возрастных и профессиональных групп населения, а также в улучшении преподавания ботанических дисциплин в средней и высшей школе;

2.2.5. Развитие научных связей с учеными России и зарубежных государств;

2.2.6. Защита прав и интересов ботаников;

2.2.7. Содействие в разработке и реализации законодательных актов, направленных на приоритетное развитие отечественной науки.

3. Основные направления деятельности Общества

3.1. Для осуществления своих целей и задач Общество в соответствии с действующим законодательством:

3.1.1. Входит в органы государственной власти и местного самоуправления с предложениями, способствующими реализации целей и задач Общества;

3.1.2. Осуществляет тесное взаимодействие и сотрудничество с Российской академией наук, иными академиями, а также с органами государственной власти и местного самоуправления, общественными объединениями, иными организациями и отдельными лицами по вопросам, связанным с реализацией уставных целей и задач Общества;

3.1.3. Проводит научно-практические конференции, семинары, симпозиумы, конгрессы, лекции, другие научные мероприятия, в том числе международные, в области ботаники и смежных наук;

3.1.4. Организует и осуществляет научные и экспертные исследования в области ботаники и смежных наук, способствует внедрению результатов научных исследований и перспективных образовательных программ в научную и педагогическую практику, организует проведение независимых общественных и научных экспертиз и слушаний по различным вопросам своей деятельности;

3.1.5. Способствует распространению новейшей научной информации в области ботаники и смежных наук, осуществляет изучение и пропаганду отечественного и зарубежного опыта научных исследований;

3.1.6. Оказывает научным работникам, специалистам в области ботаники и смежных дисциплин, студентам и молодым специалистам различные виды помощи в осуществлении научных исследований, повышении профессиональной и научной квалификации, защите интеллектуальной собственности, социальных, экономических, культурных и иных прав и интересов, участвует в подготовке и повышении квалификации специалистов в области ботаники и смежных наук;

3.1.7. Поощряет отдельных лиц, имеющих значительные заслуги в области развития ботаники и смежных наук, награждает медалями, премиями и почетными званиями Общества;

3.1.8. Организует сотрудничество членов Общества и специалистов в различных областях науки в осуществлении научных, научно-технических и образовательных исследований и разработок, организует другие формы творческого взаимодействия в области ботаники и смежных наук;

3.1.9. Оказывает членам Общества и его структурным подразделениям методическую, консультационную и иные виды помощи и поддержки в осуществлении уставных целей и задач Общества;

3.1.10. Способствует организации и проведению ботанических олимпиад и конкурсов учащихся;

3.1.11. Участвует в осуществлении общественно-политических, социальных и культурных программ и инициатив, способствующих реализации уставных целей и задач Общества;

3.1.12. Организует проведение лекционной, просветительской и воспитательной работы по вопросам, связанным с целями и задачами Общества;

3.1.13. Организует проведение выставок, концертов, видео- и кинопрограмм, лотерей, аукционов, других мероприятий в рамках осуществления своих уставных целей и задач;

3.1.14. Осуществляет различные виды благотворительной деятельности;

3.1.15. Осуществляет самостоятельную издательскую деятельность, учреждает и издает средства массовой информации, организует публикации научных сборников и монографий;

3.1.16. Устанавливает и поддерживает контакты с ботаническими обществами, иными организациями, осуществляющими аналогичную деятельность как в Российской Федерации, так и за ее пределами;

3.1.17. Вступает в качестве члена в другие общественные объединения, союзы и ассоциации общественных объединений, в том числе в международные;

3.1.18. Создает структурные подразделения — региональные и местные отделения, филиалы и представительства;

3.1.19. Создает и участвует в создании фондов, общественных и иных учреждений, иных некоммерческих организаций в соответствии со своими целями и задачами;

3.1.20. Осуществляет предпринимательскую, в том числе внешнеэкономическую, деятельность в соответствии со своими целями и задачами, создает коммерческие организации и участвует в них;

3.1.21. Направляет своих членов в зарубежные командировки, принимает в Российской Федерации аналогичные зарубежные группы и отдельных специалистов с целью осуществления обмена опытом и развития сотрудничества.

4. Членство в Обществе

4.1. Членство в Обществе является добровольным.

4.2. Членами Общества могут быть:

— граждане Российской Федерации, иностранные граждане и лица без гражданства, достигшие восемнадцатилетнего возраста, ведущие исследовательскую, популяризаторскую, педагогическую или практическую работу в области ботаники и смежных наук, иные лица, интересы которых тесно связаны с ботаникой, признающие настоящий Устав, цели и задачи Общества, принимающие посильное участие в их осуществлении и уплачивающие членские взносы;

— общественные объединения, независимо от их организационно-правовых форм, являющиеся юридическими лицами, признающие настоящий Устав, цели и задачи Общества, принимающие посильное участие в их осуществлении и уплачивающие членские взносы.

Члены Общества физические и юридические лица имеют равные права и несут равные обязанности.

Юридические лица-члены Общества принимают участие в работе его руководящих органов через своих представителей, назначенных их компетентными руководящими органами.

4.3. Прием в члены Общества осуществляется руководящим органом регионального или местного отделения Общества с последующим утверждением Президиумом Совета Общества либо непосредственно Президиумом Совета Общества на основании заявления гражданина или решения компетентного руководящего органа общественного объединения о вступлении в Общество и рекомендации двух членов Общества.

4.4. Звание Почетного члена Общества присваивается Съездом Общества по представлению Совета отдельным лицам, имеющим особые научные заслуги либо внесшим значительный вклад в осуществление целей и задач Общества.

Высшей формой почетного членства в Обществе является звание Почетного президента Общества. Указанным званием по решению Съезда Общества может быть удостоен пожизненно один из ныне живущих выдающихся ботаников, деятельность которого способствовала особому авторитету Общества. Почетный президент Общества пожизненно входит в состав Совета Общества и получает бесплатно все издания Общества.

4.5. Члены Общества уплачивают вступительный и ежегодный членские взносы (в дальнейшем — «членские взносы»), размеры, порядок и формы уплаты которых устанавливаются Президиумом Совета Общества. Президиум Совета Общества вправе устанавливать для отдельных членов Общества различные льготы и рассрочки по уплате членских взносов, принимая во внимание сложное материальное положение члена Общества либо его значительный вклад в осуществление уставных целей и задач Общества.

От уплаты членских взносов освобождаются Почетные члены Общества и Почетный президент Общества.

4.6. Члены общества имеют право:

4.6.1. Участвовать в управлении делами Общества и его структурных подразделений, избирать и быть избранными в их выборные руководящие и контрольно-ревизионные органы;

4.6.2. Участвовать в рассмотрении и решении вопросов деятельности Общества, его структурных подразделений, вносить на рассмотрение их руководящих и контрольно-ревизионных органов предложения по осуществлению целей и задач Общества;

4.6.3. Получать необходимую информацию о деятельности Общества, его структурных подразделений и их руководящих и контрольно-ревизионных органов;

4.6.4. Участвовать в организуемых Обществом и его структурными подразделениями заседаниях, научных конференциях, сессиях, совещаниях, собраниях, экспедициях, научных поездках и исследованиях;

4.6.5. Получать помощь, содействие и консультации руководящих органов Общества и его структурных подразделений по вопросам повышения своей научной квалификации, применения на практике результатов научных работ, изобретений и рационализаторских предложений, иным вопросам, связанным с реализацией уставных целей и задач Общества;

4.6.6. Пользоваться библиотеками, архивами, коллекциями, лабораториями, иной научной, информационной и материальной базой Общества в установленном решениями его руководящих органов порядке;

4.6.7. Давать рекомендации для вступления в члены Общества;

4.6.8. Получать первоочередное право публикаций в изданиях Общества.

4.7. Члены Общества обязаны:

4.7.1. Знать и соблюдать требования настоящего Устава, выполнять решения руководящих органов Общества, его структурных подразделений, принятые в пределах их компетенции в соответствии с требованиями настоящего Устава;

4.7.2. Принимать участие в работе Общества и его структурных подразделений;

4.7.3. Способствовать достижению уставных целей и задач Общества, укреплению его авторитета;

4.7.4. Регулярно и своевременно уплачивать членские взносы.

4.8. Члену Общества выдается членский билет установленного Президиумом Совета Общества образца.

4.9. Член Общества имеет право выйти из него, письменно известив об этом руководящие органы структурного подразделения Общества либо Президиум Совета Общества.

4.10. Член Общества, систематически не исполняющий свои обязанности, игнорирующий требования настоящего Устава, дискредитирующий своей деятельностью Общество и наносящий ему ущерб, может быть исключен из него решением руководящего органа структурного подразделения Общества (с последующим утверждением Президиумом Совета Общества) либо решением Президиума Совета Общества.

Член Общества, исключенный из него, вправе обжаловать данное решение вплоть до Съезда Общества, решение которого по заявленной апелляции носит окончательный характер.

4.11. Член Общества, выбывший из него, может быть вновь принят в члены Общества на общих основаниях, установленных настоящим Уставом.

4.12. Члены Общества не имеют имущественных прав в отношении Общества.

При выходе и исключении из членов Общества внесенные ранее членские взносы, а равно имущество, переданное членом Общества в собственность Общества, возврату не подлежат.

4.13. Членство в Обществе не является препятствием для членства или участия в деятельности иных общественных объединений, деятельность которых не противоречит уставным целям и задачам Общества.

5. Имущество Общества

5.1. Общество может иметь в собственности здания, сооружения, жилищный фонд, земельные участки, транспорт, оборудование, инвентарь, имущество научного, культурно-просветительского и иного назначения, денежные средства, акции и другие ценные бумаги, иное имущество, необходимое для материального обеспечения деятельности Общества.

5.2. Общество является собственником имущества, переданного ему членами Общества в виде взносов, а также созданного либо приобретенного в процессе его уставной деятельности.

Региональные и местные отделения Общества, являющиеся юридическими лицами и действующие на основании настоящего Устава, осуществляют владение, пользование и распоряжение закрепленным за ними имуществом на праве оперативного

управления. Региональные и местные отделения Общества, являющиеся юридическими лицами и действующие на основании собственных Уставов, принятых в соответствии с положениями пункта 8.2 настоящего Устава, являются собственниками имущества, созданного либо приобретенного ими в процессе их деятельности.

5.3. Источниками образования имущества Общества являются:

— членские взносы;

— добровольные взносы и пожертвования от российских и иностранных граждан и организаций;

— поступления от проводимых в соответствии с настоящим Уставом концертов, лекций, выставок, лотерей, аукционов, иных мероприятий;

— доходы от предпринимательской и внешнеэкономической деятельности, в том числе доходы от коммерческих организаций, созданных Обществом и его региональными и местными отделениями в установленном законом порядке;

— доходы от сделок гражданско-правового характера;

— доходы от имущества и ценных бумаг;

— иные поступления, не запрещенные действующим законодательством.

5.4. Общество в порядке, установленном действующим законодательством, обязано ежегодно публиковать отчет об использовании своего имущества либо обеспечить доступность ознакомления с указанным отчетом.

6. Предпринимательская деятельность Общества

6.1. Общество и его региональные и местные отделения, являющиеся юридическими лицами, для выполнения своих уставных целей и задач вправе осуществлять предпринимательскую, в том числе внешнеэкономическую, деятельность в порядке, установленном действующим законодательством, с получением в установленных законом случаях соответствующего разрешения (лицензии).

6.2. Общество, а по согласованию с Президиумом Общества, и его региональные и местные отделения, являющиеся юридическими лицами, вправе для осуществления своих уставных целей и задач создавать коммерческие организации (хозяйственные общества и товарищества) и участвовать в них совместно с российскими и зарубежными гражданами и юридическими лицами, а также приобретать имущество, предназначенное для ведения предпринимательской деятельности.

6.3. Доходы от предпринимательской деятельности Общества, его региональных и местных отделений не подлежат перераспределению между членами Общества и используются исключительно для достижения уставных целей и задач Общества.

7. Руководящие органы Общества

7.1. Высшим руководящим органом Общества является Съезд Общества. Очередной Съезд созывается Советом Общества один раз в пять лет. По решению Совета Общества может быть созван внеочередной Съезд.

7.2. Нормы представительства и порядок избрания делегатов на Съезд региональными и местными отделениями Общества определяются Советом Общества и доводятся до сведения членов Общества и руководящих органов региональных и местных отделений Общества не позднее, чем за два месяца до созыва Съезда.

7.3. К компетенции Съезда Общества относится решение следующих вопросов:

7.3.1. Утверждение Устава Общества, внесение в него изменений и дополнений;

7.3.2. Утверждение Регламента Съезда;

7.3.3. Определение приоритетных направлений и программ деятельности Общества, путей и методов их реализации, определение основных принципов формирования и использования имущества Общества;

7.3.4. Избрание Президента Общества и досрочное прекращение его полномочий;

7.3.5. Избрание членов Совета и Ревизионной комиссии Общества, заслушивание и утверждение их отчетов, досрочное прекращение их полномочий;

7.3.6. Присвоение звания Почетного президента и Почетных членов Общества;

7.3.7. Рассмотрение неурегулированных споров и конфликтов внутри Общества, в том числе разногласий между руководящими органами Общества и его региональными и местными отделениями, а также жалоб и апелляций, адресованных Съезду;

7.3.8. Решение вопросов о реорганизации или ликвидации Общества, назначение ликвидационной комиссии, утверждение ликвидационного баланса, разделительного баланса либо передаточного акта.

Решения Съезда носят окончательный характер и не подлежат пересмотру или изменению иными руководящими органами Общества.

7.4. Съезд правомочен решать вопросы, отнесенные к его компетенции, при наличии кворума — не менее двух третей избранных на него делегатов.

7.5. Решения по вопросам, указанным в пунктах 7.3.1, 7.3.3, 7.3.4, 7.3.5 и 7.3.8 настоящего Устава, принимаются квалифицированным большинством в 2/3 от количества присутствующих на Съезде делегатов. Для принятия решения по другим вопросам, внесенным в повестку для Съезда, достаточно простого большинства голосов.

7.6. Выборы Президента, членов Совета, Ревизионной комиссии, а также Почетного президента и Почетных членов Общества проводятся на Съезде тайным голосованием.

7.7. В период между Съездами руководящим органом Общества является Совет Общества, члены которого избираются Съездом из числа членов Общества сроком на пять лет.

Численность членов Совета определяется Съездом.

В состав Совета входят по должности Президент и Ученый секретарь Общества.

Совет Общества собирается на свои заседания по мере необходимости, но не реже одного раза в год.

7.8. Совет Общества:

7.8.1. Созывает Съезд Общества, определяет место и время его проведения, нормы представительства и порядок избрания делегатов Съезда, готовит документы и материалы для обсуждения на Съезде, определяет предварительную повестку дня Съезда;

7.8.2. Определяет научную политику Общества;

7.8.3. По представлению Президента Общества избирает вице-президентов Общества, назначает Ученого секретаря Общества, освобождает их от занимаемых должностей;

7.8.4. Формирует Президиум Совета Общества;

7.8.5. Утверждает годовой бюджет Общества и смету его расходов, годовой отчет и годовой бухгалтерский баланс;

7.8.6. Утверждает решения общих собраний региональных и местных отделений Общества о создании, ликвидации или реорганизации отделений, утверждает принятые общими собраниями Уставы региональных и местных отделений Общества и внесенные в них изменения, принимает решения о создании и прекращении деятельности филиалов и представительств Общества, утверждает их Положения;

7.8.7. Заслушивает отчеты Президиума, а также руководящих органов региональных и местных отделений Общества об их деятельности;

7.8.8. Рекомендует Съезду Общества кандидатов для присвоения званий Почетного президента и Почетных членов Общества;

7.8.9. Утверждает состав экспертных комиссий для рассмотрения трудов, представленных на соискание медалей, премий, почетных дипломов и званий Общества;

7.8.10. Присуждает медали, премии, почетные дипломы и звания Общества;

7.8.11. Выдвигает и поддерживает кандидатов на почетные звания, награды и премии, присуждаемые Правительством Российской Федерации, правительствами иностранных государств, а также Российской академией наук, иными организациями и учреждениями;

7.8.12. Выдвигает кандидатов Общества для избрания в члены Российской академии наук и иных академий;

7.8.13. Утверждает образец эмблемы и других символов и атрибутов Общества;

7.8.14. Решает иные вопросы, если они не отнесены к исключительной компетенции Съезда Общества.

7.9. Совет Общества вправе решать вопросы, отнесенные к его компетенции, при наличии кворума — не менее половины членов.

Решения Совета по вопросам, указанным в пункте 7.8.10 настоящего Устава, принимаются квалифицированным большинством в 2/3 присутствующих на заседании членов Совета. Решения по остальным вопросам принимаются простым большинством голосов.

Решения принимаются Советом путем открытого голосования, за исключением вопросов, указанных в пункте 7.8.10 настоящего Устава, решение по которым принимается путем тайного голосования. В случае невозможности прибытия на заседание Совета отсутствующий член Совета вправе высказать свое мнение по обсуждаемым вопросам в письменном виде.

7.10. В период между заседаниями Совета работой Общества руководит Президиум Совета (в дальнейшем — «Президиум»), являющийся постоянно действующим руководящим органом Общества, осуществляющим в соответствии с действующим законодательством от имени Общества права юридического лица и исполняющий его обязанности.

Президиум избирается Советом из числа членов Совета сроком на пять лет. В состав Президиума входят по должности Президент, Вице-президенты и Ученый секретарь Общества.

Президиум собирается на свои заседания по мере необходимости, но не реже одного раза в два месяца.

7.11. Президиум:

7.11.1. Организует работу по выполнению решений Съезда и Совета Общества, осуществляет подготовку заседаний Совета;

7.11.2. Определяет порядок формирования исполнительного аппарата Общества, утверждает его структуру и штаты;

7.11.3. Координирует деятельность структурных подразделений Общества;

7.11.4. Осуществляет взаимосвязь с ботаническими обществами зарубежных государств, иными зарубежными и международными организациями, осуществляет подготовку совместных с ними мероприятий;

7.11.5. Принимает решения об участии Общества в хозяйственных обществах и товариществах, некоммерческих организациях, о вступлении Общества в иные общественные объединения, союзы и ассоциации общественных объединений, а также о выходе из них;

7.11.6. Принимает решения об учреждении Обществом средств массовой информации, назначает и освобождает от должности их главных редакторов, заслушивает отчеты редакционных коллегий, утверждает планы изданий и публикаций;

7.11.7. Устанавливает размеры, порядок и формы уплаты членских взносов, а также порядок распределения поступивших членских взносов между Обществом и его региональными и местными отделениями, предоставляет членам Общества льготы по уплате членских взносов;

7.11.8. Созывает проблемные научные конференции Общества;

7.11.9. Решает иные вопросы по поручению Совета Общества.

7.12. Президиум вправе решать вопросы, отнесенные к его компетенции, при наличии кворума — не менее половины членов.

Решения Президиума принимаются открытым голосованием простым большинством голосов.

7.13. Из числа членов Общества Съезд Общества избирает Президента Общества. Срок полномочий Президента — пять лет.

7.14. Президент Общества:

7.14.1. Председательствует на Съезде, возглавляет Совет и Президиум Общества;

7.14.2. Представляет Общество в российских и зарубежных организациях, органах государственной власти и органах местного самоуправления;

7.14.3. Действует без доверенности от имени Общества: подписывает финансовые документы, заключает договоры (контракты), выдает доверенности, представляет Общество в суде, арбитражном и третейском судах;

7.14.4. Представляет Съезду Общества отчет о деятельности Совета Общества;

7.14.5. Представляет Совету предложения по кандидатурам Вице-президентов и Ученого секретаря, определяет направления деятельности Вице-президентов, представляет Президиуму предложения по порядку формирования Секретариата Общества, принимает на работу и увольняет сотрудников исполнительного аппарата Общества, осуществляет общий контроль за деятельностью исполнительного аппарата Общества;

7.14.6. Открывает и закрывает счета Общества в банковских учреждениях;

7.14.7. Распоряжается средствами и имуществом Общества в порядке, предусмотренном действующим законодательством и настоящим Уставом;

7.14.8. Осуществляет иные полномочия по руководству деятельностью Общества в соответствии с требованиями настоящего Устава и поручениями руководящих органов Общества.

7.15. Президент вправе делегировать осуществление отдельных своих полномочий Вице-президентам и (или) Ученому секретарю Общества.

7.16. Вице-президенты Общества избираются Советом по представлению Президента Общества из числа членов Совета. Срок полномочий Вице-президентов — пять лет. Вице-президенты осуществляют отдельные полномочия Президента в соответствии с его поручениями, курируют отдельные направления деятельности Общества в соответствии с поручениями Президента, также замещают Президента в случае его длительного отсутствия, болезни, смерти, отставки или отстранения от должности.

7.17. По представлению Президента Совет Общества назначает и освобождает от должности Ученого секретаря Общества. Ученый секретарь подотчетен Совету Общества.

7.18. Ученый секретарь Общества:

7.18.1. Возглавляет исполнительный аппарат Общества;

7.18.2. Утверждает правила внутреннего трудового распорядка, должностные и иные инструкции, принимает решения и издает приказы по оперативным вопросам деятельности исполнительного аппарата Общества, а также по иным вопросам деятельности Общества, отнесенным к его ведению;

7.18.3. Осуществляет оперативное руководство финансово-хозяйственной и предпринимательской деятельностью Общества.

7.19. Контрольно-ревизионным органом Общества является Ревизионная комиссия (в дальнейшем — «Комиссия»), избираемая Съездом из числа членов Общества сроком на пять лет в составе Председателя и членов Комиссии. В состав Комиссии не могут входить члены Совета, Президиума, а также сотрудники исполнительного аппарата Общества.

7.20. Ревизия финансово-хозяйственной деятельности Общества проводится по мере необходимости, но не реже одного раза в два года. Внеочередная ревизия может проводиться Комиссией по требованию Съезда либо Совета Общества. Комиссия вправе знакомиться со всеми документами и материалами, необходимыми для проведения ревизии, затребовать письменные объяснения от должностных лиц и сотрудников исполнительного аппарата Общества.

7.21. Полномочия Президента, членов Совета и Ревизионной комиссии Общества могут быть досрочно прекращены Съездом по их просьбе либо вследствие утраты доверия, совершения действий, дискредитирующих Общество, несоблюдения требований настоящего Устава.

По тем же основаниям могут быть досрочно прекращены Советом полномочия Вице-президентов Общества и членов Президиума.

8. Организационная структура Общества

8.1. В организационную структуру Общества входят его структурные подразделения: региональные и местные отделения, объединяющие членов Общества в соответствующем регионе Российской Федерации, а также филиалы и представительства Общества.

8.2. Региональные и местные отделения Общества осуществляют свою деятельность на основании настоящего Устава.

По согласованию с Советом Общества отделения вправе принимать свои Уставы, подлежащие утверждению Советом Общества. В указанном случае отделение Общества осуществляет свою деятельность также на основании собственного Устава, который не может содержать положений, противоречащих настоящему Уставу.

8.3. Региональное отделение Общества осуществляет свою деятельность в пределах одного субъекта Российской Федерации.

Местное отделение Общества осуществляет свою деятельность в пределах территории муниципального образования и входит в состав соответствующего регионального отделения Общества (в случае, если региональное отделение Общества в данном субъекте Российской Федерации создано).

Местные отделения или отдельные члены Общества, проживающие и работающие на территории субъекта Российской Федерации, где не создано региональное отделение Общества, вправе объединиться в соответствующее региональное отделение Общества.

Члены Общества, проживающие или работающие на территории субъекта Российской Федерации или муниципального образования, где не создано региональное или местное отделение Общества, вправе по их желанию входить в состав одного из региональных или местных отделений Общества, созданных на территории других субъектов Российской Федерации или других муниципальных образований.

8.4. Региональные и местные отделения Общества могут приобретать права юридического лица. В указанном случае отделения подлежат государственной регистрации в органах юстиции соответствующего субъекта Российской Федерации в порядке, установленном действующим законодательством.

8.5. Региональные и местные отделения Общества создаются по инициативе не менее чем трех членов Общества, проживающих либо работающих на соответствующей территории. Решение о создании либо прекращении деятельности отделения принимается Общим Собранием соответствующего отделения и подлежит утверждению Советом Общества.

8.6. Отделения Общества осуществляют работу по реализации целей и задач Общества в соответствующем регионе Российской Федерации. Отделения самостоятельно решают все организационные и имущественные вопросы своей деятельности в части, не противоречащей настоящему Уставу.

8.7. Высшим руководящим органом отделения Общества является Общее Собрание отделения. Общее Собрание созывается Президиумом (Советом) отделения по мере необходимости, но не реже одного раза в пять лет.

8.8. Общее Собрание отделения:

8.8.1. Принимает по согласованию с Советом Общества Устав отделения, вносит в него изменения и дополнения;

8.8.2. Определяет перспективные направления и программы деятельности отделения по реализации уставных целей и задач Общества в соответствующем регионе Российской Федерации;

8.8.3. Избирает Председателя отделения, решает вопрос о досрочном прекращении его полномочий;

8.8.4. Избирает Президиум либо Совет отделения, Ревизионную комиссию (Ревизора) отделения, заслушивает и утверждает их отчеты, решает вопрос о досрочном прекращении их полномочий;

8.8.5. Решает вопрос о прекращении деятельности отделения.

8.9. В период между Общими Собраниями руководящим органом отделения является Президиум либо Совет отделения, члены которого избираются Общим Собранием отделения из числа членов Общества сроком на пять лет.

8.10. Президиум (Совет) отделения:

8.10.1. Созывает Общее Собрание отделения, определяет место и время его проведения, готовит документы и материалы для обсуждения на Общем Собрании, определяет предварительную повестку дня Общего Собрания;

8.10.2. Утверждает бюджет и смету расходов отделения;

8.10.3. Определяет порядок формирования исполнительного аппарата отделения, утверждает его структуру и штаты;

8.10.4. Принимает в члены Общества и исключает из него в соответствии с требованиями настоящего Устава;

8.10.5. Решает иные вопросы, если они не отнесены к исключительной компетенции Общего Собрания отделения либо руководящих органов Общества.

8.11. Председатель отделения избирается Общим Собранием отделения из числа членов Общества. Срок полномочий Председателя отделения — пять лет.

8.12. Председатель отделения:

8.12.1. Возглавляет Президиум (Совет) и исполнительный аппарат отделения, осуществляет оперативное руководство деятельностью отделения;

8.12.2. Представляет отделение в различных российских и зарубежных организациях, органах государственной власти и местного самоуправления, а также в руководящих органах Общества;

8.12.3. Действует без доверенности от имени отделения: подписывает финансовые документы, заключает договоры (контракты), выдает доверенности, представляет отделение в суде, арбитражном и третейском судах;

8.12.4. Открывает счета отделения в банковских учреждениях;

8.12.5. Осуществляет иные полномочия по руководству деятельностью отделения в соответствии с требованиями настоящего Устава и поручениями руководящих органов Общества.

8.13. Контрольно-ревизионным органом отделения Общества является Ревизионная комиссия отделения, избираемая Общим Собранием отделения из числа членов Общества сроком на пять лет в составе Председателя и членов Комиссии, либо Ревизор отделения. Ревизия финансовой и хозяйственной деятельности отделения осуществляется один раз в два года.

8.14. Филиалы и представительства Общества создаются по решению Совета Общества. Филиалы и представительства Общества не являются юридическими лицами, наделяются имуществом за счет Общества и действуют на основании утвержденных Советом Общества Положений. Руководители филиалов и представительств Общества назначаются и освобождаются Президентом Общества и действуют на основании выданных им доверенностей. Филиалы и представительства Общества осуществляют свою деятельность от имени Общества. Общество несет ответственность за деятельность своих филиалов и представительств.

9. Исполнительный аппарат Общества

На сотрудников исполнительного аппарата Общества и его отделений, работающих по найму, распространяется законодательство Российской Федерации о труде, социальном и медицинском страховании, пенсионном обеспечении.

10. Международные связи Общества

Общество в установленном законом порядке устанавливает и развивает прямые международные связи с зарубежными и международными научными и иными организациями, заключает с ними соответствующие соглашения, вступает в международные общественные (неправительственные) организации, создает свои структурные подраз-

деления на территории зарубежных государств для достижения своих уставных целей и задач.

11. Ликвидация и реорганизация Общества

11.1. Реорганизация Общества (слияние, присоединение, разделение, выделение, преобразование) осуществляется по решению Съезда и влечет переход всех имущественных прав и обязанностей Общества к его правопреемникам в соответствии с передаточным актом либо разделительным балансом в порядке, предусмотренном Гражданским кодексом Российской Федерации.

11.2. Ликвидация Общества осуществляется:

— по решению Съезда;

— по решению суда в случаях, предусмотренных действующим законодательством.

11.3. Ликвидация Общества осуществляется в порядке, установленном действующим законодательством, ликвидационной комиссией, назначенной Съездом, а в случае принудительной ликвидации — ликвидационной комиссией, назначенной судом.

11.4. Имущество и средства, оставшиеся после ликвидации Общества после расчетов с бюджетом, банками и другими кредиторами, направляются на цели, предусмотренные настоящим Уставом.

11.5. Документы Общества по личному составу штатных работников при реорганизации Общества передаются его правопреемникам, а в случае ликвидации — на государственное хранение, в порядке, предусмотренном действующим законодательством.

12. Заключительные положения

Изменения и дополнения в настоящий Устав вносятся Съездом Общества и подлежат регистрации в установленном законом порядке.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 9)

СОСУДИСТЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE VASCULARES

ИСКОПАЕМЫЕ РАСТЕНИЯ — PLANTAE FOSSILES

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 1999. VOL. 84. N 9) Page

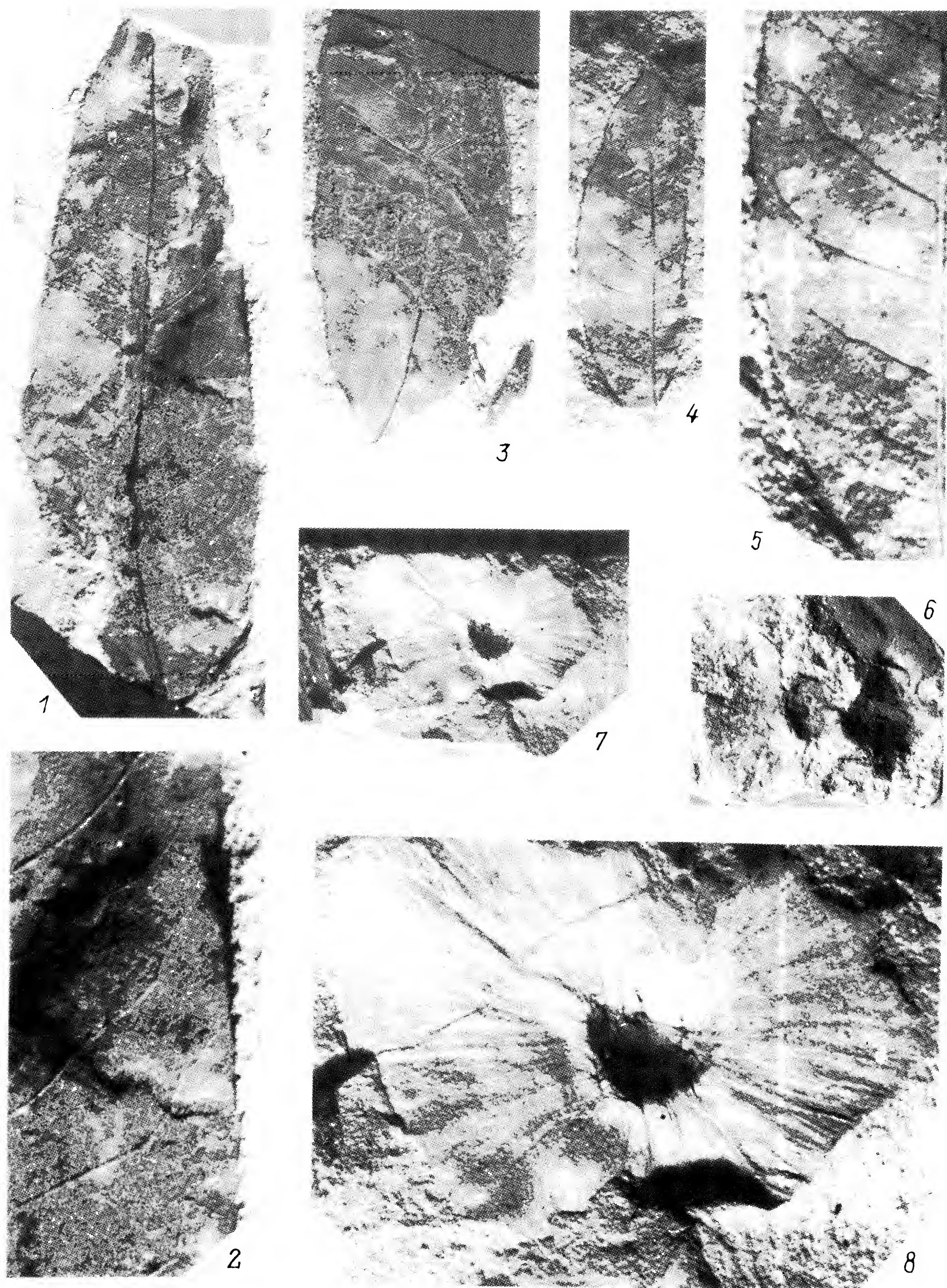
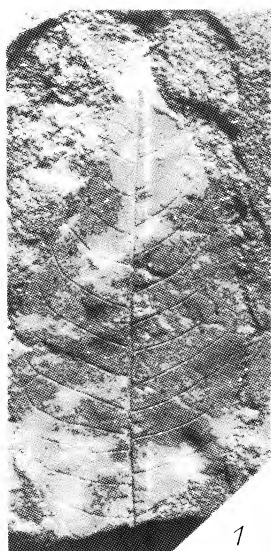


Таблица I.

1—3 — Cyclocarya sachalinensis, кол. 4130: *1* — обр. 46, *2* — то же ×2.5, *3* — обр. 176; *4, 5 — Carya miocathayensis*, кол. 4130: *4* — обр. 58, *5* — то же ×2.5; *6—8 — Cyclocarya weylandii*, кол. 4130: *6* — обр. 30, *7* — обр. 194, *8* — то же ×2.5.

К с. 24









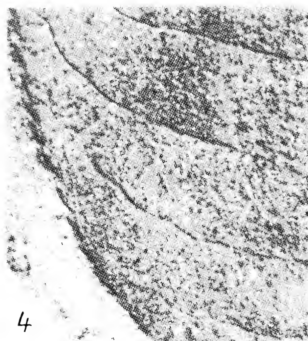






Таблица II.

1, *2* — *Cyclocarya sachalinensis*, кол. 4130: *1* — обр. 50, *2* — то же ×2.5; *3*—*7* — *Pterocarya japonica*: *3* — кол. 9017, обр. 240, *4* — то же ×2.5, *5* — кол. 9017, обр. 251, *6* — кол. 4001, обр. 32, *7* — то же ×2.5.



Таблица III.

1, *2* — *Pterocarya japonica*, кол. 9032: *1* — обр. 47, *2* — то же ×2.5; *3—6* — *Carya miocathayensis*, кол. 4130: *3* — обр. 47, *4* — то же ×2.5, *5* — обр. 195, *6* — то же ×2.5.

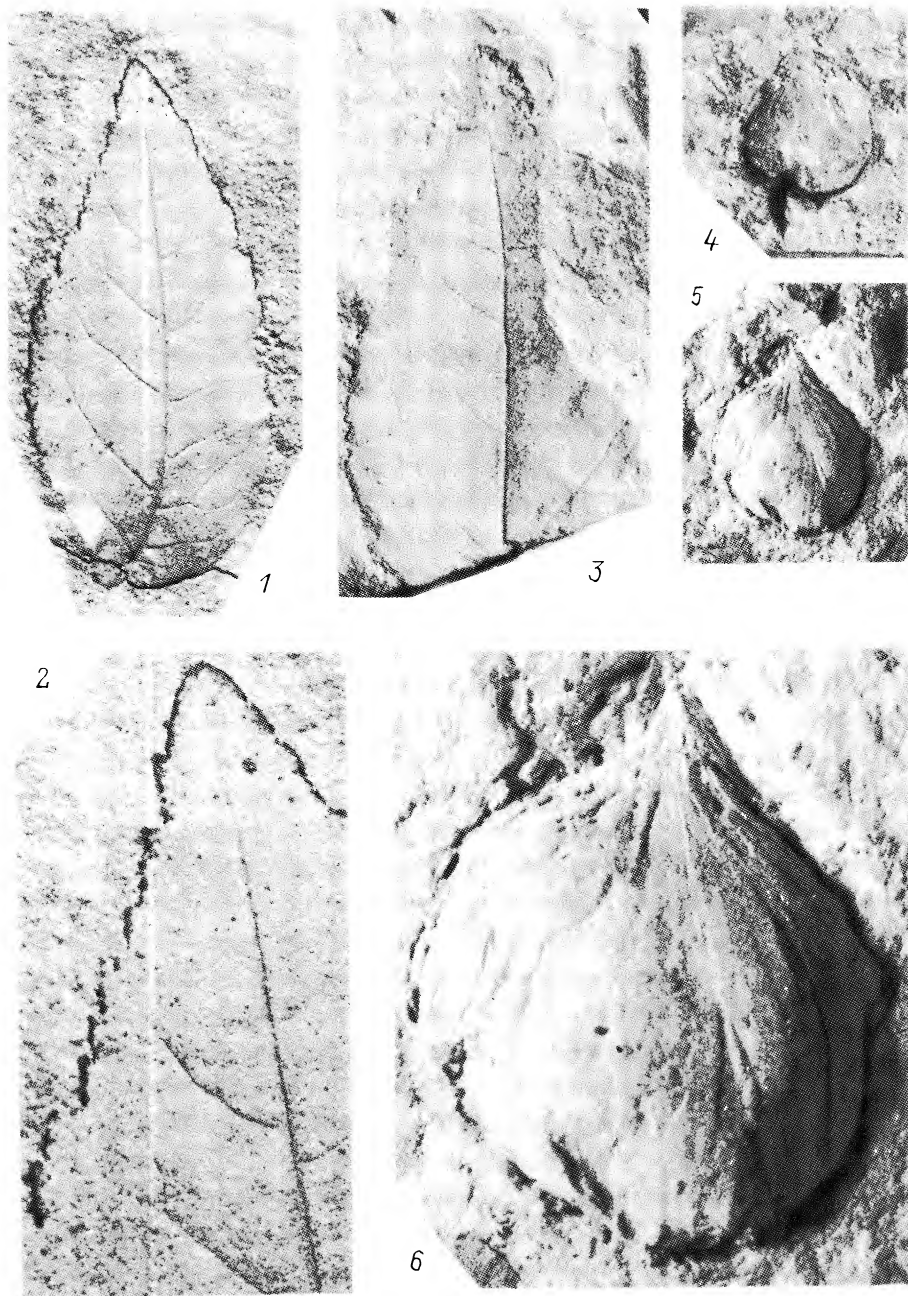


Таблица IV.

1—3 — ***Juglans*** sp., кол. 9017: *1* — обр. 114, *2* — то же ×2.5, *3* — обр. 516; *4—6* — ***Carya dorofeevii***, кол. 4130: *4* — обр. 85, *5* — обр. 86 (голотип), *6* — то же ×3.0.

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 1999. Т. 84. № 9) Стр.

Индекс
70056

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 1999. Т. 84. № 9. 1—160.